

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Descripción y relaciones filogenéticas de dos nuevas especies de *Pristimantis* crestadas  
(Anura: Terrarana: Craugastoridae) de los Andes Norte de Ecuador**

**Tesis previa a la obtención del título de Magister en Biología de la Conservación**

**MARIO H. YÁNEZ-MUÑOZ**

**Quito, 2014**

Certifico que la Tesis de la Maestría en Biología de la Conservación del candidato Mario H. Yáñez-Muñoz ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas, por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Santiago R. Ron Ph. D.

Director de Disertación

Quito, Diciembre 2014

A Mauro, Alejandra y Joaquín mis pequeños grandes motivadores

A los inmortales, mi amada Beatriz y mis entrañables amigos Marco y Carlos

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación contó con el soporte institucional Pontificia Universidad Católica del Ecuador y de la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia y Tecnología del Ecuador (SENESCYT PIC-08-470), a través del proyecto “Inventario y caracterización genética y morfológica de los anfibios, reptiles y aves de los Andes del Ecuador”. Parte de mi programa de Maestría en la PUCE fue financiado por el programa de Becas de la Unidad ABC del Municipio de Quito. Santiago Ron (QCAZ), permitió el acceso a las colecciones que está a su cuidado y con paciencia autorizó la disección de algunos de especímenes para la inspección de crestas craneales y tímpanos. El trabajo de laboratorio contó con el apoyo incondicional de Fernando Ayala V. y Diego Paucar, que prestaron todas las facilidades en la colección Herpetológica del QCAZ. La obtención de información morfológica contó con la valiosa asistencia de Patricia Bejarano-Muñoz. La sistematización de la información fotográfica de las especies, fue posible a la ayuda de Gabriela Galarza y a los archivos fotográficos de AmphibiaWebEcuador, alimentados por Santiago R. Ron, Eduardo Toral Contreras y Martín Bustamante. Jennyfer García proveyó de valiosos insumos para el análisis filogenético de la presente investigación. Diego F. Cisneros-Heredia, proporcionó valiosa información sobre los Holotipos de algunas de las especies tratadas en esta investigación. Pablo Menéndez, por su asesoramiento en el tratamiento estadístico de la investigación. Santiago R. Ron, Omar Torres-Carvajal, Diego Cisneros-Heredia y Juan M. Guayasamin aportaron con valiosos revisiones, comentarios y discusiones que nutrieron este manuscrito. Un especial agradecimiento a mi familia, que no ha dejado de confiar en mis sueños y que con paciencia, ha sabido manejar mis emociones.

## TABLA DE CONTENIDOS

<b>1. RESUMEN .....</b>	<b>1</b>
<b>2. ABSTRACT .....</b>	<b>2</b>
<b>3. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>3</b>
<b>3.1. Objetivos:.....</b>	<b>4</b>
<b>3.1.1. Objetivo general: .....</b>	<b>4</b>
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>4</b>
<b>4.1. Morfología .....</b>	<b>4</b>
<b>4.2. Obtención y análisis de datos morfométricos .....</b>	<b>6</b>
<b>4.3. Diversidad y Estado de Conservación: .....</b>	<b>7</b>
<b>5. RESULTADOS .....</b>	<b>7</b>
<b>5.1. Relaciones y definiciones filogenéticas .....</b>	<b>7</b>
<b>5.2. Morfometría .....</b>	<b>21</b>
<b>5.3. Diversidad y Conservación .....</b>	<b>22</b>
<b>6. DISCUSIÓN .....</b>	<b>23</b>
<b>6.1. Sistemática y Taxonomía.....</b>	<b>23</b>
<b>6.2. Las características morfológicas tradicionales para separar los grupos de especies de <i>Cristamantis</i>. .....</b>	<b>26</b>
<b>6.3. Perspectivas de conservación en el clado Alfa <i>Cristamantis</i>. .....</b>	<b>27</b>
<b>7. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>31</b>
<b>8. FIGURAS .....</b>	<b>38</b>
<b>9. TABLAS .....</b>	<b>56</b>
<b>10. APÉNDICES.....</b>	<b>62</b>

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Filograma de consenso Bayesiano de las relaciones de ranas terrestres del género *Pristimantis*. El filograma se obtuvo del análisis de hasta 2470 pb de DNA mitocondrial para los genes 16S, ND1, tRNA Leu, tRNA Ile, y tRNA Gln. Las probabilidades posteriores Bayesianas se indican sobre las ramas (círculos negros para valores de 1). El nombre de la especie está antecedido por el número de museo del individuo o su número de accesoión GenBank (ver Tabla 1). ..... 38
- Figura 2.** Aspecto dorsal ventral y lateral del Holotipo de *Pristimantis maldonadoi* ECC1 QCAZ 43189 ♀ LRC= 47.62 mm (Fotos: MYM). ..... 39
- Figura 3.** Detalle de la cabeza de perfil y vista dorsal en *Pristimantis maldonadoi* ECC1. Holotipo QCAZ 43189 ♀. .... 40
- Figura 4.** Detalle del pie y mano de *Pristimantis maldonadoi* ECC1., Holotipo QCAZ 43189 ♀. (Fotos: MYM). ..... 40
- Figura 5.** Detalle de la coloración en vida en *Pristimantis maldonadoi* ECC1., columna izquierda, QCAZ 57062 ♂; columna izquierda QCAZ 57063 ♀. (Fotos: MYM). ..... 41
- Figura 6.** Variación de la coloración dorsal en *Pristimantis maldonadoi* ECC1. De izquierda a derecha, fila superior: Holotipo QCAZ 43189 ♀, DHMECN 2370 ♂; DHMECN 2328 ♂; fila inferior DHMECN 2329 ♂ DHMECN 10248 ♂; DHMECN 2367 ♂; (Fotos: MYM). ..... 42
- Figura 7.** Condiciones de crestas craneales en algunos especímenes diseccionados de *Pristimantis*: (A) *P. cotacachi* ECC2, QCAZ 43504; (B) *P. maldonadoi* ECC1, DHMECN 1848; (C) *P. quinquagesimus* QCAZ 24849; (D) *P. romanorum* QCAZ 42792; (E) *P. duellmani* QCAZ 3805; (F) *P. devillei* KU 14341. Los contornos de la cresta craneal se delinean punteados de rojo. .... 43
- Figura 8.** Fotos en vida de ranas del grupo de especies *Pristimantis thymalopsoides*. De izquierda a derecha, fila superior: *P. cotacachi* ECC2., QCAZ 43504 (SRR); *P. supernatis*, QCAZ 46569 (SRR); *P. maldonadoi* ECC1., QCAZ25000 (MYM); segunda fila, inferior: *P. quinquagesimus* DHMECN 7064 (MYM); *P. duellmani* KU 165968 (BIKU); *P. romanorum* DHMECN 4253 (MYM); tercera fila: *P. thymalopsoides* KU 177863 (BIKU); *P. sobetes* DHMECN 3497 (MYM). ..... 44
- Figura 9.** Mapa de distribución de las ECC y sus especies hermanas. .... 45
- Figura 10.** Aspecto dorsal, ventral y lateral del Holotipo de *Pristimantis cotacachi* ECC2. QCAZ 43504 ♀ LRC = 23.84 mm (Fotos: MYM). ..... 46
- Figura 11.** Figura 11. Detalle de la cabeza de perfil y vista dorsal de *Pristimantis cotacachi* ECC2. Holotipo QCAZ 43504 ♀ (Fotos: MYM). ..... 47

<b>Figura 12.</b> Detalle del pie y mano en <i>Pristimantis cotacachi</i> ECC2., Holotipo QCAZ 43504 ♀ (Fotos: MYM). .....	47
<b>Figura 13.</b> Variación de la coloración dorsal y ventral en <i>Pristimantis cotacachi</i> ECC2. De izquierda a derecha Holotipo QCAZ 43504 ♀, QCAZ 43327 ♂; QCAZ 43326 juvenil (Fotos: SRR-AWE). .....	48
<b>Figura 14.</b> Variación de la coloración dorsal y ventral en <i>Pristimantis cotacachi</i> ECC2. De izquierda a derecha Holotipo QCAZ 43504 ♀; QCAZ 43327 ♂; QCAZ 43326 juvenil (Fotos: MYM). .....	49
<b>Figura 15.</b> Análisis de Componentes Principales para variables morfológicas de algunas especies del clado asociado a las ECC. ....	50
<b>Figura 16.</b> Diagrama de cajas para el rango del ancho del párpado (AP) en hembras adultas del clado asociada a la ECC1. ....	51
<b>Figura 17.</b> Diagrama de cajas para el rango del distancia internarinal (DIN) en hembras adultas, del clado asociada a las ECC1.....	52
<b>Figura 18.</b> Distribución altitudinal del clado asociado a las ECC. BAM = Bosque montano alto; BMO = Bosque Montano. ....	53
<b>Figura 19.</b> Mapa de cinco especies del Clado Alfa <i>Cristamantis</i> con distribuciones restringidas en los ecosistemas de los Andes de Ecuador. ....	54
<b>Figura 20.</b> Mapa de tres especies del Clado Alfa <i>Cristamantis</i> con amplias distribuciones en los ecosistemas de los Andes de Ecuador. ....	55

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Números de accesión para las secuencias de DNA usadas en el análisis filogenético. ....	56
<b>Tabla 2.</b> Estadísticas descriptivas de la serie tipo de dos especies nuevas <i>Pristimantis</i> de los Andes Norte de Ecuador. Se muestra el rango y, entre paréntesis, la media $\pm$ desviación estándar. ....	58
<b>Tabla 3.</b> Matriz de componentes principales rotados obtenidos de las variables morfológicas del clado Alfa <i>Cristamantis</i> . ....	59
<b>Tabla 4.</b> Comparaciones de pares de Tukey estadísticamente significativas para el ancho del párpado (AP) en algunas especies del clado Alfa <i>Cristamantis</i> . Valores de Tukey Q bajo la diagonal, valores de <i>p</i> sobre la diagonal. Comparaciones con significancia se muestran con sombra gris. ....	60
<b>Tabla 5.</b> Comparaciones de pares de Tukey estadísticamente significativas para la distancia internarinal (DIN) en algunas especies del clado Alfa <i>Cristamantis</i> . Valores de Tukey Q bajo la diagonal, valores de <i>p</i> sobre la diagonal. Comparaciones con significancia se muestran con sombra gris. ....	60
<b>Tabla 6.</b> Categoría de riesgo de extinción del clado asociado a las ECC, de acuerdo a la clasificación de la IUCN (2014) y Ron <i>et al.</i> (2014). EN= En Peligro, VU= Vulnerable, NT= Casi Amenazado; DD= Datos insuficientes, NE= No Evaluado. ....	61



## LISTA DE APÉNDICES

<b>APÉNDICE I.</b> Detalles de la inferencia filogenética inferida de Ron <i>et al.</i> (no publicada).....	<b>62</b>
<b>APÉNDICE II.</b> Especímenes examinados.....	<b>62</b>
<b>APÉNDICE III.</b> Sumario de caracteres utilizados para la caracterización de la rama clado Alfa <i>Cristamantis</i> .....	<b>64</b>
<b>APÉNDICE IV.</b> Definición del Clado de ranas Crestadas y definición de su rama Alfa (Grupo <i>Pristimantis thymalopsoides</i> ).....	<b>67</b>

## 1. RESUMEN

A través de un enfoque integrador, combinamos el uso de secuencias de ADN y características morfológicas para describir dos nuevas especies de *Pristimantis* de los Andes de Ecuador e inferir sus relaciones filogenéticas. La primera especie se distingue de sus congéneres por su distintiva cresta craneal con bordes frontoparietales fuertemente elevados en forma de “U”, tubérculo calcar en el talón, tubérculos cónicos en el párpado y en el codo, y hocico moderadamente largo y, redondo con pequeña papila rostral en la punta. La segunda, es la única especie de *Pristimantis* con crestas craneales que encierran los bordes y la parte anterior de los frontoparietales, tubérculos cónicos sobre los ojos, talón y codo, dedos de la mano III y IV crenulados y líneas irregulares amarillas conspicuas en los flancos. Nuestro análisis es congruente con filogenias publicadas previamente al mostrar un fuerte soporte para un clado integrado por especies caracterizadas por tener crestas craneales. Este clado incluye a miembros de los grupos de especies *P. devillei*. La filogenia muestra que el grupo es parafilético por lo que reorganizamos su taxonomía y proponemos el nombre *Cristamantis* para el clado de especies con crestas craneales.

**Palabras Clave:** Clasificación filogenética, Crestas craneales, *Cristamantis* nomen cladi novum, Especies Candidatas Confirmadas, filogenia, grupo de especies de *Pristimantis thymalopsoides*, sistemática.

## 2. ABSTRACT

Through an integrative approach, we combine the use of DNA sequences and morphological evidence to describe two new species of *Pristimantis* from the Andes of Ecuador and to infer their phylogenetic relationships. The first species is distinguished from its congeners by distinctive frontoparietal cranial crests with strongly elevated "U" shaped edges, calcar tubercle on heel, conical tubercles on the eyelid and elbow, and head in profile, moderate in length, redounded with the small rostral papillae at tip of the snout. The second species is the is unique among *Pristimantis* in having cranial crests enclosing the lateral and anterior edges of the frontoparietals, conical tubercles on the eyes, heel and elbow, fingers III and IV crenulated and distinctive coloration of irregular yellow lines on the flanks. Our analysis is consistent with previously published phylogenies in showing strong support for a clade of species characterized by having cranial crests. This clade includes members of the species groups *P. devillei*. The phylogeny shows that the group is paraphyletic and therefore we reorganize its taxonomy and propose the name *Cristamantis* for the clade of species with cranial crests.

**Key words:** Cranial crests, *Cristamantis* nomen cladi novum, Confirmaed Candidate Species, *Pristimantis thymalopsoides* species group, phylogenetic classification, phylogeny, sistematic.

### 3. INTRODUCCIÓN

Gracias al uso de herramientas moleculares, en los últimos años ha mejorado significativamente el entendimiento de las relaciones filogenéticas y el inventario de especies de algunos taxones diversos de anfibios del Ecuador (Caminer y Ron, 2014; Guayasamin *et al.*, 2008; Páez-Moscoso *et al.*, 2011; Páez-Vacas *et al.*, 2010; Ron *et al.*, 2004, 2006). En contraste los estudios de sistemática molecular del género *Pristimantis* que contiene más de un cuarto de la diversidad de especies total de anfibios del Ecuador (AmphibiaWeb, 2014; Ron *et al.*, 2014; Frost, 2014) son escasos (Arteaga y Guayasamín, 2011; Elmer *et al.*, 2007; Elmer y Cannatella, 2008; García-Cárdenas, 2010; Guayasamín y Arteaga, 2013; Hedges *et al.*, 2008; Heineken *et al.*, 2007, 2008,)

A medida que aumentan las exploraciones en los Andes (el centro de diversificación y especiación del género) (Heinicke *et al.*, 2007) el número de nuevos reportes o nuevas especies de *Pristimantis* para el Ecuador se ha incrementado considerablemente en menos de una década (Arteaga y Guayasamin, 2011; Arteaga *et al.*, 2013; Batallas y Brito, 2014; Bustamante y Mendelson, 2009; Brito y Pozo 2013; Cisneros-Heredia, 2006; Cisneros-Heredia *et al.*, 2009; Guayasamin y Arteaga 2013; Lehr y Coloma, 2008; Reyes *et al.* 2010, 2013; Reyes-Puig y Yáñez-Muñoz, 2012; Terán-Valdez y Guayasamin, 2010; Valencia *et al.* 2010, 2013; Yáñez-Muñoz *et al.* 2010a, b, 2012; Yáñez-Muñoz y Bejarano-Muñoz, 2013; Rojas *et al.*, 2014) a tres especies por año. Sin embargo, el 97% de las especies han sido descritas o reportadas bajo el enfoque tradicional de taxonomía morfológica.

La presente investigación, combina caracteres morfológicos y moleculares, para explorar la diversidad críptica del género de vertebrados más diverso del Ecuador (Ron *et al.*, 2014); con la finalidad de incrementar el descubrimiento de nuevas especies, redefinir los grupos de especies y evaluar el riesgo de extinción de las unidades evolutivas descubiertas.

### 3.1. Objetivos:

#### 3.1.1. Objetivo general:

- Combinar herramientas moleculares y morfológicas desde un enfoque de taxonomía integradora para delimitar y determinar las relaciones evolutivas de dos nuevas especies de ranas *Pristimantis* de los bosques andinos del Ecuador.

#### 3.1.2. Objetivos específicos:

- Identificar los límites entre especies en base a caracteres morfológicos y genéticos.
- Definir especies candidatas y redefinir el grupo de especies estudiado.
- Evaluar el riesgo de extinción los linajes evolutivos identificados, basados en un adecuado reconocimiento de los límites de especies del grupo estudiado.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Morfología

A partir de la filogenia obtenida por Ron *et al.* (no publicada; Apéndice I), en base a caracteres moleculares se identificaron las congruencias entre la evidencia morfológica y genética. Se asumió que la covariación entre ambos conjuntos de caracteres es indicativa de independencia evolutiva puesto que es improbable que la covariación se origine por azar. Las muestras utilizadas en la filogenia, incluyendo sus números de acceso a GenBank, están listadas en la Tabla 1.

Se aplicó la clasificación de especies candidatas propuesta por Vieites *et al.* (2009). Las especies candidatas son un conjunto de organismos identificados como una putativa nueva especie en base a un umbral de diferenciación genética; estas fueron categorizadas como: (a) Especies Candidatas Confirmadas (ECC): cuando existen diferencias claras de los caracteres genéticos y son congruentes con las diferencias en los caracteres morfológicos; (b) Especies Candidatas no Confirmadas (ECNC): aun cuando las distancias genéticas son grandes pero no se cuenta con más

información o congruencia con los caracteres morfológicos; (c) Linajes conespecíficos profundos: son linajes genealógicos profundos por encima de un valor umbral típico para las comparaciones entre especies estrechamente relacionadas en un grupo bajo estudio.

La descripción de las especies sigue el formato propuesto por Lynch & Duellman (1997) y la clasificación sistemática de Padial *et al.* (2014). Los especímenes colectados fueron sacrificados en una solución de benzocaína, fijados en formalina al 10% y preservados en etanol al 70%. El sexo y la condición reproductiva de los especímenes se determinaron por características sexuales secundarias (almohadillas nupciales y tamaño) y por inspección directa de las gónadas a través de incisiones dorsolaterales.

Se examinó especímenes y sus tipos de las colecciones de la División de Herpetología del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (DHMECN), Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), University of Kansas Natural History Collection (KU) y Natural History Museum (BMNH). En el Apéndice II se listan los especímenes examinados.

Los créditos fotográficos utilizados en el compendio fotográfico utilizan las siguientes siglas para: Santiago R. Ron–AmphibiaWebEcuador, (SRR–AWE); Instituto de Biodiversidad de la Universidad de Kansas (BIKU) y Mario H. Yáñez–Muñoz (MYM).

Para diagnosticar a las especies nuevas, se utilizaron 26 caracteres morfológicos agrupados en 14 combinaciones sugeridas, definidas e ilustrados por Lynch y Duellman (1997), y Duellman y Lehr (2009), que incluyen: (1) textura del dorso y vientre, presencia o ausencia de pliegues dorsolaterales y pliegue discoidal; (2) condición del tímpano y su tamaño relativo; (3) forma del hocico en vista dorsal y ventral; (4) condición de tubérculos sobre el párpado; tamaño del párpado en relación a la distancia interorbital; condiciones de cresta craneal; (5) procesos vomerinos odontóforos; (6) caracteres sexuales secundarios en machos (almohadillas nupciales y hendiduras vocales); (7) condición de los dedos manuales y ancho relativo de las almohadillas; (8) condición de rebordes cutáneos de los dedos de la manos; (9) tubérculos ulnares; (10) tubérculos sobre el talón; pliegue tarsal; (11) Condición de

tubérculos metatarsales interno y externo; (12) condición de los dedos del pie; (13) coloración distintiva; (14) longitud rostro-cloacal (LRC) de machos y hembras.

#### **4.2. Obtención y análisis de datos morfométricos**

Solo se midieron hembras adultas para eliminar los efectos del dimorfismo sexual. En base a Duellman y Lehr (2009). se midieron los siguientes caracteres: ON: distancia órbita–narina, desde el margen anterior de la órbita hasta el margen posterior de la narina; LC: longitud cefálica, desde el margen posterior de la mandíbula hasta el extremo del rostro; AC: ancho cefálico entre las comisuras de la boca, DIO: distancia interorbital, tomada desde los bordes proximales de las órbitas; DIN: distancia internarinal; LRC: longitud rostro–cloacal; LT: longitud de la tibia; LP: longitud del pie, desde el margen proximal del tubérculo metatarsal interno hasta la punta del dedo IV; LM: longitud de la mano, desde la base del tubérculo tenar hasta la punta del dedo III; DT: diámetro del tímpano, DO: diámetro del ojo; AP: ancho del párpado, ADP: ancho del disco del dedo IV del pie; ADM: ancho del dígito del dedo III de la mano. Las medidas fueron tomadas con un calibrador digital (precisión  $\pm 0.01$  mm) y redondeadas al 0.1 mm más cercano.

Para reducir la dimensionalidad del conjunto de datos morfométricos, se utilizó prospectivamente un Análisis de Componentes Principales (PCA). Éste análisis multivariado permite hallar las causas de la variabilidad de un conjunto de datos y ordenarlas por importancia. Para el conjunto, inicialmente se determinó la normalidad de datos utilizando el test de Shapiro–Wilk. Como segundo paso se determinó la influencia de la LRC en el resto de las variables y su significancia, a través de una regresión lineal simple; para aquellas variables donde la LRC fue significativa (de acuerdo con análisis de covarianza), se extrajeron los residuos de la regresión lineal, para trabajar con estos valores el PCA.

Se utilizó los componentes principales con autovalores mayores a la unidad y que expliquen el mayor porcentaje de la variación. Las cargas más altas de los componentes sirvieron para determinar si los caracteres morfométricos seleccionados presentan diferencias significativas entre especies candidatas. Para el total del grupo

estudiado, se utilizó una prueba ANOVA de una vía y una prueba pos-hoc de comparación de pares Tukey.

Los análisis fueron realizados en los programas SPSS 17.0 (SPSS Inc. 2008) y Past (Hammer *et al.*, 2001).

#### **4.3. Diversidad y Estado de Conservación:**

Los patrones de diversidad de especies en función de su elevación fueron clasificados de acuerdo a los ecosistemas sugeridos por el Ministerio del Ambiente de Ecuador (2013). El estado de conservación de las especies sigue la propuesta de Ron *et al.*, (2014) para categorías nacionales y el de IUCN (2014) para categorías globales. Para las especies del grupo de estudio se utilizó los criterios de la IUCN (2001), basados en la extensión de la presencia, utilizando todos los sitios conocidos, inferidos o proyectados en los que un taxón se halle presente. La extensión de la presencia fue medida por un polígono convexo mínimo estimado en Google Earth.

### **5. RESULTADOS**

#### **5.1. Relaciones y definiciones filogenéticas**

El árbol de consenso (Fig. 1) tiene un alto soporte ( $PP > 0.95$ ) en la mayoría de nodos. Hay un clado formado por especies con crestas craneales del grupo de especies de *Pristimantis devillei* (sensu Padial *et al.*, 2014). La filogenia evidencia que el grupo es parafilético. El clado de ranas terrestres crestadas, es hermano a un clado conformado por especies del grupo *Pristimantis myersi*, *P. orcesi*, y *P. unistrigatus*. El grupo *Pristimantis myersi* es parafilético con respecto a *P. thymelensis* (grupo *P. orcesi*)

Uno de los clados de ranas terrestres crestadas, se conforma por *Pristimantis duellmani*, *P. quinquagesimus*, *P. romanorum*, *P. sobetes* y *P. thymalopsoides*, tiene alto soporte ( $PP = 1$ ) y es hermano de un clado conformado por *P. supernatis* y dos especies no descritas de las estribaciones occidentales de los Andes Norte de Ecuador. Características morfológicas únicas confirman que ambas son especies nuevas y se describen a continuación:



***Pristimantis maldonadoi* ECC1**

**Figs. 2–8**

**Holotipo.** QCAZ 43188, hembra adulta, colectado en la Vía Tulcán-Maldonado a 15 minutos al Oeste de Tufiño ( $0^{\circ}49'01.4''$  N,  $78^{\circ}01'06.9''$  O, elevación 2755 m), provincia de Carchi, República de Ecuador, el 17 de septiembre del 2008 por I. G. Tapia y J. M. Gracia-Cárdenas.

**Paratopotipos.** QCAZ 43200, 43212, 43214, machos; QCAZ 43213, hembra juvenil; QCAZ 43204, QCAZ 43189, QCAZ 43191 muestras de tejido, juveniles; QCAZ 43194, 43197, 43208, juveniles; todos, con los mismos datos de colección del holotipo.

**Paratipos.** DHMECN 1848, hembra adulta, colectada en el camino entre Tufiño y Maldonado, provincia del Carchi ( $0^{\circ}49' 42.0''$ N,  $78^{\circ}01' 25.2''$ W, elevación 2800m), el 2 de agosto de 1988 por Doug Wechsler; DHMECN2367, hembra adulta, DHMECN2368–2370, machos adultos, colectados en Palo Blanco ( $00^{\circ}40'20''$ N,  $78^{\circ}04'55''$  W, elevación 2934 m), parroquia La Concepción, cantón Mira, provincia del Carchi, república del Ecuador, el 16 de noviembre del 2004 por P. A. Meza-Ramos y S. Hernández-Gaón; QCAZ 57063, hembra adulta, QCAZ 57062, macho adulto, colectados en Morán ( $00^{\circ}46'28''$ N,  $78^{\circ}06'14''$ W, elevación 2934 m), Cantón Espejo, Provincia de Carchi el 3 de marzo de 2013 por M. H. Yáñez-Muñoz, P. Bejarano-Muñoz, P. Menéndez y C. Castro-Muñoz; DHMECN10248 hembra adulta, con los mismos de datos de la localidad de QCAZ 57063, colectados el 12 de diciembre de 2006, por M. H. Yáñez-Muñoz, P. A. Meza-Ramos y C. Castro-Muñoz.

**Material referido.** QCAZ 43192–93, 43198, 43202-03, 43207, 43210–11, juveniles con los mismos datos de colección del holotipo.

**Etimología:** El epíteto específico es un patronímico en reconocimiento para Pedro Vicente Maldonado, eminente científico ecuatoriano del siglo XVIII que colaboró con la Misión Geodésica Francesa y que se desempeñó también como político, físico, matemático, astrónomo, topógrafo, y geógrafo; dejando un importante legado en cultura ecuatoriana. La localidad tipo también lleva su nombre en homenaje a este científico.

**Nombre común sugerido:** Cutín de Maldonado

**Suggested common name:** Maldonado's Robber Frog

**Diagnosis:** Una especie de *Pristimantis* caracterizada por: (1) piel del dorso finamente granular, con verrugas aplanadas posteriormente y en los flancos; con pliegues dorsolaterales completos, ubicados paravertebralmente; piel del vientre areolada, pliegue discoidal evidente; (2) membrana timpánica evidente y anillo timpánico presente, visible sólo en su mitad inferior, redondeado, su tamaño es 1/3 de la longitud del ojo; (3) hocico en vista dorsal subacuminado; de perfil, moderadamente largo, redondo con una pequeña papila rostral en la punta del hocico; (4) párpado superior con tubérculos aplanados o subcónicos en juveniles y machos, con pequeño tubérculo cónico en hembras; párpado igual o levemente más estrecho que la distancia interorbital; con crestas craneales, muy conspicuas en hembras; (5) procesos vomerinos presentes, grandes, triangulares de contorno, de cinco a seis dientes vomerinos; (6) machos con hendiduras vocales y sin almohadillas nupciales; (7) dedo I de la mano más corto que el II; los dígitos II-III-IV con discos más anchos que la falange adyacente y almohadillas dilatadas, discos marginados en todos los dedos manuales; (8) dedos manuales con rebordes cutáneos; (9) tubérculos ulnares, presentes, grandes y cónicos, incluido uno cónico en el codo; (10) talón con tubérculo calcar y tarso con tubérculos pequeños subcónicos en su borde externo; pliegue tarsal interno presente; (11) tubérculo metatarsal interno grande, ovoide, dos a tres veces más grande que el tubérculo externo; tubérculo metatarsal externo pequeño, triangular; tubérculos supernumerarios plantares sólo presentes hacia la base de los dedos; (12) dedo V del pie con rebordes cutáneos, en el resto

de los dedos los rebordes están poco definidos; membrana interdigital ausente; dedo V del pie más largo que el III, almohadilla del dedo V se extiende más allá del borde distal del disco del dedo III; discos del pie aproximadamente del mismo tamaño que los de la mano; (13) dorso variable desde gris, café grisáceo hasta café claro, algunos individuos con marcas dorsales en forma de “V” invertida café oscuras en machos, con bandas cantales y dorsolaterales en hembras; vientre y garganta crema salpicado con café; superficies posteriores de los muslos y pantorrillas con barras transversales; en vida iris café cobrizo con finas reticulaciones negras; (14) longitud rostro-cloacal en machos 24.72–39.83 mm (n= 4), en hembras 42.52–50.03 mm (n= 8).

**Comparación con especies similares:** *Pristimantis maldonadoi* ECC1, se distingue de otros congéneres de ranas terrestres crestadas los Andes norte de Ecuador, por su distintiva cresta craneal con bordes frontoparietales fuertemente elevados en forma de “U” (vista dorsal), tubérculo calcar en el talón, tubérculos cónicos en el párpado y en el codo, y hocico de perfil moderadamente largo, redondo con una pequeña papila rostral en la punta del hocico; largo y pronunciado de perfil.

Esta especie candidata confirma, difiere de su especie hermana *Pristimantis supernatis* (Lynch) por presentar un tubérculo calcar grande en el talón (cónico pequeño en *P. supernatis*), ausencia de dos puntos negros dorsales en vida y patrón de manchas variegadas en las ingles (presentes en *P. supernatis*) (Fig. 8).

*Pristimantis maldonadoi* es similar a *P. quinquagesimus* (Lynch & Trueb), *P. thymalopsoides* (Lynch), *P. romanorum* Yáñez-Muñoz *et al.* y *P. sobetes* (Lynch); todas estas especies habitan los bosques montanos de la ladera occidental de los Andes de Ecuador (Fig. 8). Las crestas craneales son un carácter compartido por las cuatro especies y están formadas por los bordes de los frontoparietales elevados (Fig. A, C–F), sin embargo en *Pristimantis maldonadoi* la condición de la cresta craneal tiene forma de “U” en vista dorsal (Fig. 7B). *Pristimantis maldonadoi* y *P. quinquagesimus* comparten la presencia de un tubérculo calcar prominente en el talón (cónico en *P. sobetes*, pequeños y

cónicos en *P. romanorum* y pequeños y aplanados en *P. thymalopsoides*) (Fig. 8). *Pristimantis quinquagesimus* tiene un pliegue dérmico interocular (ausente en todas las especies comparadas), carece de tubérculos cónicos en el párpado (presentes en hembras de *P. maldonadoi*), su hocico es subacuminado a redondeado dorsalmente (acuminado en *P. maldonadoi*), los pliegues dorsolaterales se extienden hasta la mitad anterior del cuerpo (a lo largo de todo el cuerpo en *P. maldonadoi*) y su cresta craneal es aserrada y con tubérculos en la fontanela parietal (Fig. 7C). *Pristimantis thymalopsoides* tiene puntos amarillos o anaranjados en los flancos y superficies posteriores de los muslos (ausentes en *P. maldonadoi*) (Fig. 8), pliegues dorsolaterales delgados (completos en *P. maldonadoi*) y tubérculos ulnares ausentes (cónicos en *P. maldonadoi*). *Pristimantis sobetes* se diferencia de *P. maldonadoi*, por carecer de membrana y anillo timpánico; sus pliegues dorsolaterales son delgados y los tubérculos ulnares indistintos. En *Pristimantis romanorum*, los pliegues dorsolaterales están ausentes o finamente desarrollados, la forma del hocico es redondeada, tiene tubérculos cónicos sobre el talón y flancos con bandas diagonales café oscuras separadas por crema (Fig. 8).

Externamente puede resultar similar a *P. vertebralis* (Boulenger), pero esta especie carece de cresta craneal con bordes frontoparietales fuertemente desarrollados como en *P. maldonadoi*, su perfil del rostro redondeado (largo y pronunciado en *P. maldonadoi*) y presenta la superficie dorsal de los dígitos de color negro (diferente a los descrito en *P. maldonadoi*). De igual forma *Pristimantis maldonadoi*, podría ser confundido con *P. silverstonei* (Lynch y Ruiz-Carranza) del suroccidente de Colombia, aunque filogenéticamente no sean cercanos, esta especie carece de cresta de craneal (presente en *P. maldonadoi*) y presenta una llamativa marca triangular en la garganta (ausente en *P. maldonadoi*).

Otras comparaciones de la ECC1 con especies filogenéticamente cercanas son presentadas en el Apéndice III.

**Descripción del holotipo:** Hembra adulta (Fig. 2), cabeza ligeramente más delgada que el cuerpo, un poco más larga que ancha; ancho cefálico 36% de la longitud rostro cloacal; hocico corto acuminado, terminado ligeramente en punta en vista dorsal, largo y pronunciado de perfil (Fig. 3); distancia ojo narina 94.8% de la longitud del ojo en hembras; narinas débilmente protuberantes, dirigidas lateralmente; canto rostral angular en vista dorsal; región loreal levemente cóncava, inclinándose hacia los labios con textura ligeramente granular a tuberculada; labios finos; párpado superior con un pequeño tubérculo cónico; ancho del párpado superior 86.49% de la distancia inter-orbital; cresta craneal con bordes frontoparietales fuertemente elevados en forma de “U” (Fig. 7); pliegue supratimpánico presente con dos tubérculos postrictales cónicos grandes, posteroventrales al tímpano; dos a tres tubérculos postrictales aplanados anteriores al tímpano; membrana timpánica prominente, alargada; anillo timpánico visible excepto en su borde superior, redondo, su longitud es el 36.26% del diámetro del ojo. Coanas pequeñas subtriangulares, no cubiertas por el piso palatal o el arco maxilar; dientes vomerinos grandes, agrupados posteromedialmente con respecto a las coanas, triangulares de contorno, elevados, más largos que el tamaño de la coana, con 5 a 6 dientes; lengua más larga que ancha, adherida al piso de la boca a lo largo de 1/3 de su longitud.

Piel del dorso finamente granular, posteriormente y en los flancos con verrugas aplanadas; pliegues dorsolaterales presentes, completos, desde el borde posterior del ojo pasando por el sacro y llegando al borde anterior de la cloaca; superficies ventrales areoladas (Fig. 1); pliegue discoidal evidente, desde la mitad del cuerpo hasta la ingle; cubierta cloacal gruesa, altamente tuberculada; tubérculos redondeados pequeños y grandes presentes en los alrededores de la cloaca. Tres tubérculos ulnares cónicos a lo largo del antebrazo; tubérculos palmares aplanados, tubérculo palmar externo bífido, aproximadamente de igual tamaño que el tubérculo interno, ovalado; varios tubérculos supernumerarios medianos; tubérculos subarticulares redondeados en vista dorsal y lateral; dedos manuales con rebordes cutáneos evidentes, sin membranas interdigitales; dedo I

más corto que el dedo II; discos de los pulgares ligeramente expandidos, discos de los dedos II a IV cerca de dos veces el ancho de los dedos; truncados terminalmente; todos los dedos con cojinetes ventrales bien definidos por hendiduras circunferenciales (Fig. 4).

Extremidades posteriores largas, longitud de la tibia 49.34% de la LRC en hembras; un prominente tubérculo calcar grande sobre el talón presente en machos, hembras y juveniles; dos a cinco tubérculos subcónicos pequeños y aplanados a lo largo del borde externo del tarso, con pliegue tarsal interno, que se extiende desde la base del tubérculo metatarsal interno hasta 1/8 de la longitud del tarso; tubérculo metatarsal interno aplanado, grande y ovoide tres veces mayor que el tubérculo metatarsal externo triangular elevado; tubérculos supernumerarios plantares sólo hacia la base de los dedos; tubérculos subarticulares bien definidos, redondeados en vista dorsal y lateral; dedos pediales con rebordes cutáneos poco defendidos en los dedos I-IV y bien definidos en el dedo V, extendiéndose ligeramente como pliegue crenulado hacia el tarso; sin membranas basales entre los dedos del pie; discos de los dedos del pie del mismo tamaño que los de las manos, más prominentes en todos los dedos, bien definidos por hendiduras circunferenciales; longitud relativa de los dedos del pie:  $I < II < III < IV > V$ ; dedo III del pie menor al dedo V (almohadilla del dedo pedial V se extiende más allá de longitud del disco del dedo pedial III); dedo III del pie no se extiende más allá del penúltimo tubérculo subarticular del dedo IV (Fig. 4).

A nivel genético se registró poca variación entre los tres especímenes secuenciados. A lo largo de 1794 pb en los genes 16S, tRNA Leu y ND1, las secuencias de QCAZ 43189 y QCAZ 43204 fueron idénticas. La secuencia de QCAZ 43197 se diferenció en dos posiciones en el gen 16S (distancia  $p$  no corregida = 0.001).

**Coloración en preservante del holotipo:** Dorsalmente café oscuro, con tenues marcas negras en forma de barras en las extremidades traseras. Superficies posteriores de los miembros con barras de color café oscuro o gris, mejor definidas en el muslo y más delgadas que los interespacios de color ligeramente crema; con línea labial crema; barra cantal y supratimpánica de color gris poco definida en hembras; flanco gris más claras que el dorso, ventralmente crema finamente punteados con marcas café oscuras; superficies anteriores de los muslos y piernas crema finamente punteadas con gris (Fig.1).

**Coloración en vida:** Descrita de fotografías en vida de los paratipos QCAZ 57062–063 (Fig. 5); dorso variable, desde café rosáceo con marcas en forma de “V” invertida de color café grisáceo, a dorso café rosáceo con marcas cantal–dorsolaterales crema; superficies dorsales de las piernas con barras delgadas de color café grisáceo; barra cantal y supratimpánica de color café oscuro; barra interorbital café grisáceo; línea labial crema; vientre y garganta crema amarillento con finas marcas café rosáceas; superficies anteriores de los muslos y piernas rosáceas con pequeños puntos cremas; iris cobrizo con finas reticulaciones negras .

**Medidas del Holotipo:** LRC = 48.87, ON = 4.57, LC = 13.77, AC = 18.12, DIO = 4.43, DIN = 3.77, LT = 23.56, LP = 25.40, LM = 14.98, DT = 2.49, DO = 4.69, AP = 5.02, ADM = 3.01, ADP = 2.86.

**Variación:** Las medidas de la serie tipo son presentadas en la Tabla 2.

En preservante, la coloración dorsal varía de café oscuro, café grisáceo, hasta café claro (Fig. 6). Usualmente, los machos tienen dorsalmente una marca en forma de “V” invertida de color café grisáceo o café oscuro, esta marca es más conspicua en juveniles y se encuentra finamente delineada por bordes de color crema. Una hembra adulta (DHMECN2367) y una hembra juvenil (QCAZ43208) presentaron una línea mediodorsal crema desde la punta media del hocico hasta la cloaca; un macho adulto (DHMECN10948) y una hembra

adulto (QCAZ57063) exhiben bandas cantales y dorsolaterales. El canto rostral es homogéneamente café oscuro a café grisáceo; adultos y subadultos con línea labial crema, los juveniles poseen algunas barras café oscuras desde el borde inferior del ojo hasta el labio; barra cantal y supratimpánica de color gris a café oscuro en machos, juveniles y poco definida en hembras; flancos con tonalidades grisáceas más claras que el dorso, en juveniles y subadultos con barras café oscuras separadas por interespacios crema; ventralmente los adultos y subadultos son de color crema finamente punteados con marcas café oscuras o grises; juveniles con el vientre y garganta densamente manchados con café oscuro; superficies anteriores de los muslos y piernas crema finamente punteadas con gris.

**Distribución e Historia Natural:** Se conoce de cuatro localidades en las estribaciones occidentales de los Andes de Ecuador en la Provincia del Carchi (Fig. 9), en un rango de elevación de 2755 a 2934 m. Las localidades están en el ecosistema de bosque montano (MAE, 2013) que forma parte del Bosque Montano Occidental en el sistema de Ron *et al.* (2014). Todos los individuos fueron colectados en la noche sobre vegetación media a baja (< 1.50 m). El holotipo QCAZ 43188 y los paratipos DHMECN 2367, QCAZ 57063 contenían huevos en formación dentro de los oviductos y fueron colectados en noviembre del 2004, septiembre del 2008 y marzo de 2013. Juveniles fueron colectados en septiembre del 2008. Especies congénéricas simpátricas incluyen a *P. pteridophilus*, *P. unistrigatus* y *P. leoni*. Especies filogenéticamente relacionadas y con distribuciones solapadas con *Pristimantis maldonadoi* ECC1, son *P. quinquagesimus* y *P. duellmani* (Fig. 9).

**Estado de conservación:** De acuerdo con la estimación de su polígono de distribución tiene una extensión de presencia de 63.48 km<sup>2</sup> en un área de remanencia de vegetación natural de 266.77 km<sup>2</sup> (estimada a partir de MAE 2013). Debido a que su área de ocupación es menor a 5000 km<sup>2</sup>, no ha sido registrada en más de cinco localidades y el ecosistema que habita enfrentan un riesgo de disminución en la extensión y calidad de hábitat se asigna a



*Pristimantis maldonadoi* a la categoría de En Peligro (EN) bajo los criterios B2ab(i,iii). Su polígono de distribución no se solapa con ninguna área protegida del estado.

**Comentarios:** *Pristimantis maldonadoi* ECC1, está cercanamente relacionado con *P. supernatis*, el análisis filogenético (Fig. 1) sugiere que son especies hermanas y podrían ser vicariantes del Norte de los Andes de Ecuador. Las dos, junto a *P. cotacachi* ECC2 forman un clado dentro del linaje de ranas crestadas. Morfológicamente el análisis de componentes principales, identificó que esta especie se diferencia claramente de todas las especies del clado analizadas por alcanzar los valores más amplios de: Ancho del Párpado y Distancia internarinal (Fig. 15–17).

### ***Pristimantis cotacachi* ECC2**

#### **Fig. 10–13**

**Holotipo:** QCAZ 43504, hembra adulta, colectado en el borde de la Reserva Cotacachi, Cayapas en la propiedad de Manuel Quinchiguano (0°25'59.77" N, 78°34'19.28" O elevación 2794 m), Recinto San Antonio, parroquia Cuellaje, Cantón Cotacachi, provincia de Imbabura, República de Ecuador, el 22 de junio del 2009 por E. Tapia y J. Quinchiguano.

**Paratopotipos:** QCAZ 43327, macho adulto, QCAZ 43326, 43543, hembras subadultas, con los mismos datos del Holotipo, colectados entre el 18 y 20 de Junio del 2009 por E. Tapia.

**Material referido:** QCAZ 43323–25 juveniles con los mismos datos de QCAZ 43327, QCAZ 41479 – 480, con los mismos datos del holotipo, colectados el 17 de abril del 2009, por E. Toral.

**Etimología:** El epíteto específico cotacachi hace referencia a la región geográfica donde la serie tipo fue colectada, el volcán Cotacachi, en los Andes noroccidentales de Ecuador.

**Nombre común sugerido:** Cutín de Cotacachi

**Suggested common name:** Cotacachi's Robber Frog

**Diagnosis:** (1) piel del dorso granular, con verrugas aplanadas a lo largo del dorso y en los flancos; sin pliegues dorsolaterales; piel del vientre areolada, pliegue discoidal presente, poco definido; (2) anillo y membrana timpánica evidentes, ovaladas, su tamaño es 1/4 de la longitud del ojo; (3) hocico en vista dorsal subacuminado; redondeado de perfil; (4) párpado superior con un tubérculo cónico; párpado más estrecho que la distancia interorbital; con crestas craneales, conspicuas en hembras; (5) procesos vomerinos presentes, bajos, oblicuos de contorno, de uno a dos dientes vomerinos; (6) machos sin hendiduras vocales y con almohadillas nupciales; (7) dedo I de la mano más corto que el II; los dígitos II–III–IV con discos más anchos y almohadillas dilatadas, discos marginados en todos los dedos manuales; (8) dedos manuales con rebordes cutáneos, crenulados del II–IV; (9) tubérculos ulnares, presentes, grandes y cónicos, incluido uno en el codo; (10) talón con tubérculo cónico; tarso con tubérculos pequeños cónicos en su borde externo; pliegue tarsal interno ausente; (11) tubérculo metatarsal interno grande, redondo, cinco veces más grande que el tubérculo externo; tubérculo metatarsal externo pequeño, oval; tubérculos supernumerarios presentes; (12) dedos del pie con rebordes cutáneos, ligeramente crenulados en los dedos IV–V; membrana interdigital ausente; dedo V del pie más largo que el III, almohadilla del dedo V se extiende más allá del borde distal del dedo III; discos del pie aproximadamente del mismo tamaño que los de la mano; (13) dorso variable de café oscuro (en juveniles), café claro, hasta café grisáceo claro (café amoratado en vida); flancos, superficies anteriores de los muslos, superficies ventrales de las patas y muslos con marcas cremas (amarillas en vida), con interespacios café chocolate; en vida iris café cobrizo; vientre y garganta crema (crema amarillento en vida) con manchas café oscuras;

en vida iris café amoratado; (14) LRC 27.84 mm en hembras ( $n = 1$ ); 13.92 mm en machos ( $n = 1$ ) .

**Comparación:** *Pristimantis cotacachi* ECC2 es la única especie de rana terrestre crestada de los Andes Norte del Ecuador con la condición de cresta craneal con borde frontoparietales elevados encerrando el borde posterior de los nasales (Fig. 7A); presencia de tubérculos cónicos sobre los ojos, talón y codo; dedos de la mano del III al IV crenulados (Fig. 12). Además presenta una distintiva coloración de líneas transversales irregulares amarillas en los flancos (Fig. 8, 13).

Por sus dedos de la mano con rebordes crenulados y sus tubérculos cónicos en antebrazos y tarso, *Pristimantis cotacachi* se asemeja a *P. crucifer* (Boulenger) de las estribaciones occidentales de los Andes de Ecuador. Sin embargo *Pristimantis crucifer* carece de cresta craneal, en vida, las hembras presentan las ingles y superficies anteriores azuladas, y los machos son dorsalmente predominantemente verdes.

Otras comparaciones de la ECC2 con especies filogenéticamente cercanas son presentadas en el Apéndice III.

**Descripción del Holotipo:** Hembra adulta (Fig. 10), cabeza tan ancha como el cuerpo, más larga que ancha; ancho cefálico 37.24% de la longitud rostro cloacal; hocico corto subacuminado en vista dorsal, redondeado de perfil (Fig. 11); distancia ojo narina 85.48% de la longitud del ojo; narinas protuberantes, dirigidas lateralmente; canto rostral débilmente convexo en vista dorsal; región loreal levemente cóncava, inclinándose hacia los labios con textura granular a tuberculada; labios finos con tubérculos redondeados y aplanados sobre el labio superior; párpado superior con un tubérculo cónico grande y tubérculos redondeados; ancho del párpado superior 90.96% de la distancia inter-orbital; crestas craneales presentes, con bordes frontoparietales elevados encerrando el borde posterior de los nasales y produciendo un surco

frontoparietal (Fig. 7A); en vida, la región interorbital con tres tubérculos subcónicos esparcidos; pliegue supratimpánico presente con un tubérculo postrictal subcónico, posteroventral al tímpano; tres tubérculos postrictales aplanados anteriores al tímpano; membrana timpánica prominente, dirigida dorsolateralmente; anillo timpánico visible a excepción del borde superior, oval, su longitud es el 51.45% del diámetro del ojo (Fig. 11). Coanas ovales, no cubiertas por el piso palatal; procesos de los odontóforos vomerinos no definidos, levemente oblicuos de contorno, con un diente; lengua más ancha que larga, 20% adherida al piso de la boca.

Piel del dorso granular, con verrugas aplanadas posteriormente y hacia los flancos; pliegues dorsolaterales ausentes; superficies ventrales areoladas; pliegue discoidal presente, poco definido (Fig. 10). Tubérculos ulnares, presentes cónicos, con un tubérculo cónico en el codo; tubérculos palmares aplanados, tubérculo palmar externo bífido, aproximadamente de igual tamaño que el tubérculo interno, ovalado; varios tubérculos supernumerarios grandes; tubérculos subarticulares redondeados en vista dorsal y lateral; dedos de la mano con rebordes cutáneos laterales conspicuos, formando bordes crenulados en los dedos II–IV, sin membranas interdigitales; dedo de la mano I más corto que el dedo II; discos de los pulgares ligeramente expandidos, discos de los dedos II–IV casi dos veces el ancho de los dedos; discos truncados terminalmente; todos los dedos con cojinetes ventrales bien definidos por hendiduras circunferenciales (Fig. 12).

Extremidades posteriores delgadas, longitud de la tibia 51.36% de la LRC; un tubérculo prominente, cónico y grande sobre el talón; tubérculos subcónicos pequeños en el borde externo del tarso, sin pliegue metatarsal interno; tubérculo metatarsal interno aplanado, grande y redondo, cinco veces el tamaño del tubérculo metatarsal externo oval, elevado; tubérculos supernumerarios plantares presentes; tubérculos subarticulares bien definidos, redondeados en vista dorsal y lateral; dedos del pie con rebordes cutáneos en todos los dedos, ligeramente

crenulados en los dedos IV y V; sin membranas basales entre los dedos del pie; discos de los dedos del pie aproximadamente del mismo tamaño que los de las manos, todos los dedos con hendiduras circunferenciales; longitud relativa de los dedos del pie:  $I < II < III < IV > V$ ; dedo V del pie más largo que el III (almohadilla del dedo V se extiende más allá del borde distal del dedo IV) (Fig. 12).

**Coloración en preservante del holotipo:** dorso, superficies de las extremidades anteriores y pies, café grisáceo anaranjado; flancos, superficies anteriores de los muslos, superficies ventrales de las patas y muslos en fondo café chocolate con marcas crema; vientre y garganta crema con manchas café oscuro (Fig. 10).

**Coloración en vida del holotipo:** Dorso, superficies de las extremidades anteriores y posteriores café amoratado; con marcas amarillentas en fondo negro hacia los flancos; banda interorbital crema amarillento; vientre crema amarillento; ingles, base del vientre, superficies anteriores y dorsales de las patas negras con líneas amarillo brillantes; iris café amoratado (Fig. 13).

**Medidas del Holotipo:** LRC = 27.84, LT = 14.3, LP = 14.04, LC = 10.73, AC = 10.37, AP = 2.92, DIO = 3.21, DIN = 2.59, ON = 3.24, DO = 3.79, DT = 1.95, LM = 9.29, ADP = 1.64, ADM = 1.79. Las medidas de la serie tipo son presentadas en la Tabla 2.

**Variación:** Las medidas de la serie tipo son presentadas en la Tabla 2. Los machos y juveniles conocidos (Fig. 14) varían en coloración dorsal y ventral. El macho adulto QCAZ 43327 exhibe el dorso mayoritariamente grisáceo y el vientre con marcas negras más definidas. El juvenil QCAZ 43326, tiene una coloración dorsal y ventral más oscura con una marca en forma de “V” en el mentón.

**Distribución e Historia Natural:** Conocido únicamente de su localidad tipo (Fig. 9), en los bosques montanos de las estribaciones noroccidentales de Ecuador en la provincia de Imbabura, entre 2300 y 2700 m. Las localidades están en el ecosistema de bosque siempreverde montano (MAE, 2013), que forma parte del Bosque Montano Occidental en el sistema de Ron *et al.* (2014). Todos los individuos fueron colectados en la noche sobre vegetación herbácea media a baja (< 1.50 m) en el interior de bosque maduro. Especies filogenéticamente relacionadas y con distribuciones solapadas con *Pristimantis cotacachi* ECC2, son *P. quinquagesimus* y *P. sobetes* (Fig. 9).

**Estado de conservación:** Debido a que es conocido solo de su localidad tipo y se conocen exclusivamente los ejemplares colectados en la serie tipo, no hay información adecuada para evaluar de manera directa su riesgo de extinción basado en su distribución o condición poblacional, por lo tanto se asigna a *Pristimantis cotacachi* a la categoría de Datos Insuficientes. Su localidad tipo, es cercana a la Reserva Ecológica Cotacachi Cayapas, por lo cual se podría sospechar su presencia dentro de esta área protegida del estado.

**Comentarios:** *Pristimantis cotacachi* ECC2, es parte de un clado con *P. superantis* y *P. maldonadoi* ECC1, que es hermano del clado compuesto por *P. quinquagesimus*, *P. duellmani*, *P. romanorum*, *P. thymalopsoides* y *P. sobetes* (Fig. 1). Los datos morfométricos de la ECC2 obtenidos en un solo espécimen hembra, fueron excluidos del análisis de componentes principales y estadísticas inferenciales.

## 5.2. Morfometría

Se midieron 13 variables morfométricas de 29 hembras adultas, para 8 especies asociadas al clado conformado por *Pristimantis cotacachi* ECC2, *P. duellmani*, *P. maldonadoi* ECC1, *P. quinquagesimus*, *P. romanorum*, *P. supernatis*, *P. sobetes* y *P. thymalopsoides*. La variabilidad en el espacio morfológico, estuvo explicada en un 30% por el Componente Principal 1, cuyas cargas más altas fueron las medidas de la

cabeza (AP+DIN) (Tabla 3), sin embargo se observó un alto grado de solapamiento para 6 de las 8 especies discriminadas en el análisis; identificando a *P. maldonadoi* como la especie más diferenciada en el grupo (Fig. 15). El ANOVA muestra diferencias estadísticamente significativas entre las medidas del ancho del párpado (AP) ( $F= 39.68$   $gl=6$   $P= <0.0001$ ) y la distancia internarinal (DIN) ( $F= 77.1$   $gl=6$   $P= <0.0001$ ) del conjunto total del clado estudiado. *Pristimantis maldonadoi*, *P. thymalopsoides* y *Pristimantis sobetes* presentaron párpados y distancias internarinales significativamente más anchas que el resto las especies (Tablas 4–5, Fig. 16–17).

### 5.3. Diversidad y Conservación

El clado conformado por las especies *Pristimantis cotacachi* ECC2, *P. duellmani*, *P. maldonadoi* ECC1, *P. quinquagesimus*, *P. romanorum*, *P. supernatis*, *P. sobetes* y *P. thymalopsoides*, habitan en ecosistemas montañosos entre los 1700–2700 m de las estribaciones de los Andes Ecuador (Fig. 9). Los Andes occidentales de Ecuador son el punto de mayor concentración de riqueza del clado (Figs. 9, 18), acumulando cinco especies (cuatro de ellas exclusivas de la región andina Ecuador); en contraste, las estribaciones orientales tan sólo contienen una especie restringida a los Andes sur orientales de Colombia y norte de Ecuador. La mayoría de las especies presentan distribuciones altitudinales restringidas a estrechas bandas altitudinales con un promedio de 393 m de amplitud altitudinal, correspondiendo. *Pristimantis duellmani* es la especie con mayor amplitud (800 m) y a *P. thymalopsoides* es la más restringida con 20 m de amplitud (Fig. 18). Seis especies (*Pristimantis sobetes*, *P. quinquagesimus*, *P. maldonadoi*, *P. duellmani*, *P. romanorum*, *P. thymalopsoides*) tienen una distribución restringida al bioma Montano (1700–2700 m), y dos (*P. supernatis* y *P. maldonadoi*) se restringen al bioma Altimontano (2700–3300 m) (Fig. 18). La totalidad de especies habitan en bosques secundarios y maduros, donde utilizan la vegetación arbustiva del sotobosque; tan sólo dos especies (*Pristimantis duellmani* y *P. quinquagesimus*) están adaptadas a vegetación arbustiva al borde de riachuelos.

De acuerdo con las categorías de riesgo de extinción global (IUCN, 2014) y nacional (Ron *et al.*, 2014), el porcentaje de especies amenazadas para el clado en

estudio es contrastante (Tabla 6). La evaluación global propone un 62.5% de especies amenazadas (en categorías como Vulnerable o En Peligro), mientras que la categorización nacional reduce al 12.5% a las especies en riesgo. La diferencia porcentual de 50 puntos entre el listado global y nacional, se debe a la discrepancia de evaluar a dos especies amenazadas (*P. supernatis* y *P. sobetes*) por IUCN (2014) como Datos Insuficientes por Ron *et al.* (2014); y dos amenazadas (*P. duellmani* y *P. quinquagesimus*) como Casi Amenazadas, respectivamente. Las dos listas coinciden en identificar a *P. thymalopsoides* como una especie amenazada, pero las categorías difieren, ya que el listado global la considera En Peligro y el listado nacional como Vulnerable.

La evaluación global (IUCN, 2014) considera que *Pristimantis thymalopsoides* y *P. sobetes* tienen extensiones de presencia menores a 5000 km<sup>2</sup> con áreas severamente fragmentadas, donde hay una disminución continua, observada, inferida o proyectada en el área, extensión y calidad de hábitat. Por su parte, *Pristimantis duellmani*, *P. quinquagesimus* y *P. supernatis* han sido globalmente categorizadas como Vulnerables (IUCN, 2014), al presentar extensiones de presencia menores a 20.000 Km<sup>2</sup>, en no más de 10 localidades y hay tendencia a la disminución en la calidad de su hábitat en los Andes de Colombia y Ecuador.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Sistemática y Taxonomía

El análisis es congruente con filogenias publicadas previamente (Hedges *et al.*, 2008; Pyron y Wiens, 2011; Pinto-García *et al.* 2012; Padial *et al.*, 2014) al mostrar un fuerte soporte para un clado integrado por especies caracterizadas por tener crestas craneales y que incluye a miembros del grupo *Pristimantis devillei* (Sensu Padial *et al.*, 2014). Este clado es hermano de especies del grupo *P. myersi* y *P. orcesi*, y *P. unistrigatus*.

Al igual que lo reportado por Pinto *et al.* (2012), se encontró que los grupos de especies definidos por Hedges *et al.* (2008) y Lynch y Duellman (1997) son parafiléticos. La parafilia del grupo *Pristimantis myersi* en la filogenia parece ser



consecuencia de una identificación incorrecta del espécimen KU 202419 “*P. thymelensis*” pues es genéticamente muy divergente de *P. thymelensis* QCAZ 15154 y casi idéntico a *P. ocreatus* (KU 208508), un espécimen colectado en una localidad cercana. Otro espécimen con identificación presumiblemente incorrecta es “*P. cryophilus*” KU 218019 puesto que no forma parte del clado de especies con crestas, a pesar de la clara afinidad morfológica entre *P. cryophilus*, *P. curtipes* y *P. buckleyi*.

Debido a su parafilia y a la alta inestabilidad histórica en sus contenidos de especies (por ejemplo, Padial *et al.*, 2014; con Hedges *et al.* 2008 y Lynch y Duellman 1997), proponemos las siguientes consideraciones para la clasificación filogenética y reorganización taxonómica:

(a) Las ranas con cresta craneal son el clado hermano del grupo *P. myersi*. La afinidad entre estos dos clados fue reportada por Hedges *et al.* (2008) y confirmada por Pinto *et al.* (2012) y Padial *et al.* (2014). Inicialmente Hedges *et al.* (2008) reportó un alto soporte para los grupos *devillei*, *curtipes* y *surdus*. A pesar de que su filogenia sugiere que se trata de un sólo grupo especies, Hedges *et al.* (2008) mantuvieron a los tres grupos separados. Posteriormente Padial *et al.*, (2014) los fusiona dentro del grupo de *Pristimantis devillei*, pero no justifica la redefinición del grupo y sus asignaciones.

(b) Todas las especies del grupo presentan crestas craneales, incluyendo *P. thymalopsoides* y *P. supernatis*. Ambas especies fueron históricamente asignadas al grupo de especies *P. unistrigatus* (Sensu Hedges *et al.*, 2008), con la condición C, del dedo V del pie.

(c) El clado de ranas crestadas se compone de dos grupos (Fig. 1): (1) Alfa: agrupa a *P. cotacachi*, *P. duellmani*, *P. maldonadoi*, *P. quinquagesimus*, *P. romanorum*, *P. supernatis*, *P. sobetes*, *P. thymalopsoides*; y (2) Beta: agrupa a *P. buckleyi*, *P. cryophilus*, *P. curtipes*, *P. devillei*, *P. gentryi*, *P. surdus*, *P. truebae*, *P. vertebralis*.

En base a estas consideraciones y la filogenia (Fig. 1), proponemos una redefinición del grupo *P. devillei* para que corresponda al clado Beta y un nuevo grupo de especies, *P. thymalopsoides*, para las especies del clado Alfa. En el

Apéndice IV presentamos una clasificación filogenética que provee nombres sin rango para el clado de ranas terrestres crestadas y sus subclados (ramas) (Fig. 1).

Históricamente las afinidades evolutivas de los miembros del clado de ranas crestadas han sido confusas. En el subclado Alfa ha habido asignaciones taxonómicas erróneas, entre ellas:

(1) *Pristimantis thymalopsoides* fue originalmente comparado con *Pristimantis vertebralis* del grupo de especies de *P. devillei* por la presencia de crestas craneales, pliegues dorsolaterales, rebordes cutáneos en los dígitos y la superficie plantar casi lisa (Lynch, 1976). Estas características hicieron que Flores (1988) lo asigne al grupo de especies de *Pristimantis devillei* junto con *P. alberchi*; no obstante Lynch y Duellman (1997) cuestionaron esta asignación debido a que *P. thymalopsoides* carece de la condición B del dedo V del pie y decidieron trasladarlo al grupo de especies *P. unistrigatus* por presentar la condición C. Hedges *et al.* (2008), se apoyó la idea de mantenerlas como parte del grupo de especies de *P. unistrigatus*, aun cuando, para *Pristimantis thymalopsoides* las evidencias moleculares fueron congruentes al asociarla con *Cristamantis* (Pyron y Wiens, 2011; Pinto-García *et al.*, 2012; Candeo y Haddad, 2012).

(2) *Pristimantis quinquagesimus* inicialmente fue comparado con cuatro especies (*P. calcarulatus*, *P. chloronotus*, *P. crucifer*, *P. inusitatus*) de la asamblea de especies *P. crucifer*, grupo de especies *P. unistrigatus* (Lynch y Trueb, 1980), para posteriormente ser asignado dubitativamente al grupo de especies de *P. devillei* (Lynch y Duellman, 1997). Su relación con las especies del grupo *P. devillei*, fue confirmada por Pyron y Wiens, (2011); Pinto-García *et al.*, (2012), Canedo y Haddad (2012).

(3) *Pristimantis romanorum* fue asignado al grupo *P. devillei* de Lynch y Duellman (1997), aun cuando la descripción de Yáñez-Muñoz *et al.* (2010a) basada sólo en machos no evidenció claramente la presencia de crestas craneales. Sin embargo, la posterior exanimación de hembras adultas confirmó la presencia de este carácter (MYM, no publicado).

(4) *Pristimantis duellmani* y *P. sobetes* fueron asignados a la asamblea *P. surdus* del grupo *unistrigatus* (Lynch, 1980) reconocido por cuatro sinapomorfías

morfológicas entre ellas: (1) ausencia de anillo y membrana timpánica, (2) hocico corto, (3) dedos de los pies con membrana y (4) pliegue tarsal. Lynch y Duellman (1997) reorganizaron el grupo *P. surdus* debido a la variabilidad de estos caracteres y a que algunos miembros (*P. baryecus*, *P. pugnax* y *P. ruidus*) presentaban el dedo del pie mucho más largo que el III, sin embargo mantuvieron a *P. duellmani* y *P. sobetes* dentro de éste. Posteriormente se confirmó la parafilia del grupo *P. surdus* (Hedges *et al.*, 2008; Pyron y Wiens, 2011; Pinto-García *et al.*, 2012; Canedo y Haddad, 2012) cuyos miembros no están cercanamente relacionados.

(5) *Pristimantis supernatis*, fue originalmente asociado con la asamblea de especies *Pristimantis devillei* (Lynch, 1979, 1981, Lynch *et al.*, 1994). No obstante Lynch y Duellman (1997) cuestionaron esta asignación debido a que *Pristimantis supernatis* carece de la condición B del dedo V del pie y lo trasladaron al grupo de especies *P. unistrigatus* por presentar la condición C. En las filogenias de Hedges *et al.* (2008), Pyron y Wiens (2011), Pinto-García *et al.* (2012), Canedo y Haddad (2012) y Padial *et al.* (2014) se reporta que *Pristimantis supernatis* está fuera del clado *Cristamantis*. No obstante al incorporar material topotípico de *Pristimantis supernatis* en las secuencias de nuestro estudio y combinarlo con una detallada revisión morfológica, incluyendo material tipo, se demuestra que la especie forma parte del clado de ranas terrestres crestadas.

## **6.2. Las características morfológicas tradicionales para separar los grupos de especies de *Cristamantis*.**

Lynch y Duellman (1997) sugirieron características morfológicas que podrían ser informativas para indicar afinidad filogenética entre las especies de *Pristimantis*. Una de ellas, es la condición de la longitud del dedo V del pie en relación con el dedo IV, ya que consideraron como un carácter derivado que evidenciaba la monofilia de la serie de especies de *Eleutherodactylus martinicensis* la condición C (la punta del V se extiende más allá del tubérculo articular del de IV). En base a esta condición reasignaron algunas especies en esta serie (e.j. *Pristimantis thymalopsoides*, *P. supernatis*). En *Cristamantis* se evidenció que la longitud del dedo V, presenta las dos condiciones B (la punta del V no se extiende más allá del tubérculo articular del

de IV) y C (Lynch y Duellman 1997), por lo cual sugiere que este carácter es homoplásico y de poca utilidad sistemática.

La condición del tímpano (presencia o ausencia), tampoco es un carácter informativo en el clado *Cristamantis*. Sin embargo, es útil para diferenciar especies cercanamente relacionadas. Aunque el tímpano ha sido usado para inferir las relaciones filogenéticas de algunos grupos como *Pristimantis curtipes* y *P. surdus* (sensu Lynch 1980, 1983; 1995) dentro de *Cristamantis*, la condición de este carácter es muy lábil y la pérdida de tímpano ha evolucionado independientemente en varias especies de las dos ramas del caldo (Alfa- grupo *thymalopsoides* y Beta-grupo *devillei*).

Al igual que en filogenias recientes (Hedges *et al.* 2008; Pinto-García *et al.* 2012), nuestra filogenia muestra que varios caracteres morfológicos usados tradicionalmente para definir grupos de especies son altamente homoplásicos (ej. condición del dedo V del pie y condición de la membrana y anillo timpánico). Esto explicaría la generalizada parafilia de los grupos de especies tradicionales de *Pristimantis*. Nuestra filogenia y la información morfológica disponible sugieren que la presencia de crestas es una sinapomorfía de *Cristamantis*. Las especies del clado hermano de *Cristamantis* (grupo *P. myersi* + *P. celator*) carecen de crestas y lo mismo sucede con la mayoría de especies de *Pristimantis*. Esta distribución de caracteres sugiere que las crestas se originaron en el ancestro común de *Cristamantis*. La presencia de crestas en otros grupos de Terrarana (e.g., la mayoría de *Strabomantis*) sería producto de orígenes evolutivos independientes.

Las ranas de cristal de la familia *Centrolenidae* en los Andes de Ecuador también muestran alta homoplasia en caracteres morfológicos históricamente utilizadas para definir afinidades evolutivas (Guayasamin *et al.* 2008), lo cual refuerza la idea de que la mayoría de los clados más inclusivos *Pristimantis*, carecen de sinapomorfías morfológicas que sirvan como caracteres diagnósticos.

### **6.3. Perspectivas de conservación en el clado Alfa *Cristamantis*.**

Es necesario reevaluar las categorías de amenaza de extinción de las especies del clado Alfa *Cristamantis*, bajo las siguientes premisas: (a) es un clado endémico de los

Andes Norte de Ecuador, con mayor riqueza de especies en las estribaciones de la cordillera occidental, (b) está compuesto por un 38% de especies sin estatus de conservación definido, y (c) las especies evaluadas tienen diferentes categorías de amenaza de extinción al comparar las propuestas de la IUCN (2014) y Ron *et al.* (2014).

En este contexto se plantea los subsecuentes criterios de conservación para dos conjuntos de datos del clado de estudio:

**1. Especies con rangos restringidos (Fig. 19):** cinco de las ocho especies del Clado Alfa *Cristamantis* tienen están circunscritas a los ecosistemas de bosque montano en los dos ramales de los Andes Norte de Ecuador. No superan las cinco localidades de registro en cada especie y son:

(a) *Pristimantis cotacachi* ECC2 es conocida únicamente de su localidad tipo y no hay información adecuada para hacer una evaluación, directa o indirecta, de su riesgo de extinción basado en su distribución y datos de abundancia. Por lo cual se la asigna a la categoría de Datos Insuficientes (DD), requiriendo de mayores esfuerzos de investigación que provean datos adecuados sobre su distribución y abundancia.

(b) *Pristimantis maldonadoi* ECC1 es conocida de cuatro localidades en la provincia del Carchi con una extensión de presencia aproximada de 63.48 Km<sup>2</sup>. Aunque estas localidades son relativamente cercanas a la Reserva Ecológica El Ángel, no es factible que dicha especie habite esta reserva, ya que el área protegida conserva en su totalidad extensiones de ecosistema páramo y no de bosque montano que es el hábitat ideal de *P. maldonadoi*. Bajo estas consideraciones, se sugiere que esta especie de rana terrestre crestada sea evaluada como En Peligro (EN), ya que enfrentaría a un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre por tener un área de ocupación menor a 5.000 Km<sup>2</sup> con áreas severamente fragmentadas, donde hay una disminución continua, observada, inferida o proyectada en la calidad de hábitat.

(c) *Pristimantis romanorum*, fue recientemente descrita en el año 2010 y es conocido de cuatro localidades en la provincia de Pichincha con un área aproximada 60.62 Km<sup>2</sup> y su distribución no se encuentra en ninguna área

protegida del Estado. Al igual que *Pristimantis maldonadoi* ECC1 y bajo los mismos criterios, se sugiere que esta especie sea considerada como En Peligro (EN).

(d) *Pristimantis supernatis* debe seguir la propuesta de la IUCN (2014) dentro de la categoría de Vulnerable (VU) debido a su distribución restringida entre los Andes de Colombia y Ecuador. Específicamente en los Andes Ecuatorianos solo ha sido reportada en tres localidades en las provincias de Carchi y Sucumbíos que incluyen los ecosistemas de bosque montano bajo y monta alto de la cordillera oriental; no obstante, ninguna de ellas dentro de alguna área protegida del SNAP.

(e) *Pristimantis thymalopsoides* debería ser considerada En Peligro (EN); ya que, es conocida de dos localidades cercanas en la Provincia de Cotopaxi, en una estrecha banda de distribución altitudinal que no supera 20 m de banda altitudinal, a lo cual se suma que intentos de localizar a las especies en la localidad tipo Pilaló no han tenido éxito y no está dentro de ninguna área protegida del SNAP (IUCN, 2014), aunque se sospecha su presencia en la Reserva Ecológica los Ilinizas.

**2. Especies con amplios rangos de distribución (Fig. 20):** tres taxa del Clado Alfa *Cristamantis* tienen amplios rangos de distribución en las estribaciones occidentales de los Andes Norte de Ecuador en los ecosistemas de bosque montano y bosque montano bajo en las estribaciones occidentales de la cordillera. Las especies superan la docena localidades de registro para cada una, e incluyen:

(a) las categorías de conservación de *Pristimantis sobetes* propuestas por la IUCN (2014) y Ron *et al.* (2014) no serían adecuadas para la especie, ya que evaluaron a la especie estrictamente considerando solo el registro de su localidad tipo. Se sugiere que esta especie sea categorizada como Casi amenazada (NT) ya que presenta un área de distribución aproximada de 2696 km<sup>2</sup>, en más de 30 localidades en las provincias de Bolívar, Cotopaxi, Pichincha e Imbabura, y muestreos recientes confirman que se trata de una especie común

en los sitios donde recientemente han sido registrados tanto en ecosistemas montanos y montano bajos (Yáñez-Muñoz y Bejarano-Muñoz, 2014).

(b) para *Pristimantis quinquagesimus* se sugiere mantener la categoría propuesta por Ron *et al.* (2014) como Casi Amenazado (NT) ya que está presente en más de una docena de localidades entre la provincia de Pichincha, Imbabura y Carchi. No obstante su distribución está severamente fragmentada, y la especie ha desaparecido de algunas localidades donde se sabe que existen históricamente (IUCN, 2014), por lo cual estaría próxima a satisfacer los criterios en el futuro cercano de la categoría de Vulnerable (VU).

(c) *Pristimantis duellmani* presenta una distribución más amplia con 11 localidades entre las provincias de Pichincha, Imbabura y Carchi, no obstante, podría existir una reducción en la población sospechada, ya que los reportes en los últimos 20 años de esta especie son nulos en las tres provincias, aun cuando varias expediciones han sido realizadas en el área de distribución latitudinal y altitudinal de la especie (Yáñez-Muñoz y Bejarano-Muñoz, 2014).

La mayoría de las especies del clado Alfa *Cristamantis* tienen distribuciones latitudinales y altitudinales restringidas en los biomas montanos y altimontanos, los cuales son ecosistemas amenazados, altamente fragmentados y sujetos a una continua pérdida de hábitat (Josse *et al.*, 2008). Menéndez y Graham (2012) sugieren que los anfibios más amenazados de Ecuador se caracterizan por vivir en hábitats Andinos con un clima más seco que el correspondiente a su elevación y por tener nichos ambientales especializados; ellos consideraron probable que las amenazas más significativas para los anfibios ecuatorianos sean el cambio climático, epidemias como la quitridiomycosis y las interacciones sinérgicas entre ambos factores. Aunque las extinciones y disminuciones atribuidas a enfermedades patógenas en los Andes de Ecuador, están asociadas en su mayoría con especies ligadas reproductiva o ecológicamente a microclimas acuáticos. Tres especies del clado Alfa *Cristamantis* amenazadas ocupan ambientes acuáticos (*Pristimantis duellmani*, *P. sobetes*, *P. quinquagesimus*) y podrían ser afectadas por este fenómeno. No obstante, recientemente Guayasamin *et al.* (2014) reportó tasas de infección altas en ranas

*Pristimantis* durante 2012 y 2013, sin embargo, no hubo ninguna evidencia de disminuciones poblacionales o de que el patógeno esté afectando negativamente a las especies a pesar de la alta prevalencia.

La consolidación de áreas protegidas en los Andes de Ecuador es una de las mayores oportunidades para mitigar el riesgo de extinción las especies del clado Alfa *Cristamantis* por la reducción, disminución en la calidad de su hábitat y falta de representatividad en las áreas protegidas del estado. Un claro ejemplo son las declaratorias del subsistema de áreas protegidas metropolitanas del Distrito Metropolitano de Quito (Vacas *et al.*, 2014), los cuales fomentan la conectividad altitudinal y latitudinal de las estribaciones occidentales de los Andes, llegando a proteger hasta 88% de las especies del clado distribuidas en la región.

## 7. LITERATURA CITADA

- AmphibiaWeb. 2014. Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2011. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available from <http://amphibiaweb.org/>. (Acceso: Enero 2011).
- Arteaga-Navarro, A. F. y Guayasamin, J. M. 2011. A new frog of the genus *Pristimantis* (Amphibia: Strabomantidae) from the high Andes of Southeastern Ecuador, discovered using morphological and molecular data. *Zootaxa* 2876:17–29.
- Arteaga-Navarro, A. F., Yáñez-Muñoz, M. H. y Guayasamin, J. M. 2013. A new frog of the *Pristimantis lacrimosus* group (Anura: Craugastoridae) from the montane forests of northwestern Ecuador. Addendum, en Arteaga-Navarro, A. F., Bustamante, L. M. y Guayasamín, J. M. 2013. The Amphibians and Reptiles of Mindo; Life in the Cloudforest. Universidad Tecnológica Indoamérica, Quito, Ecuador.
- Batallas, D. y Brito, J. M. 2014. Nueva especie de rana del género *Pristimantis* del grupo *lacrimosus* (Amphibia: Craugastoridae) del Parque Nacional Sangay, Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoologia* 54:51-62.



- Brito, J. y Pozo-Zamora, G. 2013. Una nueva especie de rana terrestre del género *Pristimantis* (Amphibia: Craugastoridae), de la Cordillera de Kutukú, Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoologia* 53:315-325.
- Bustamante, M. R. y Mendelson III, J. R. 2008. A new frog species (Strabomantidae: *Pristimantis*) from the high Andes of southeastern Ecuador. *Zootaxa* 1820:49-59.
- Caminer, M. A. y Ron, S. R. 2014. Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas* *calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *Zookeys* 370:1–68.
- Canedo, C., y Haddad, C. F. B. 2012. Phylogenetic relationships within anuran clade Terrarana, with emphasis on the placement of Brazilian Atlantic rainforest frogs genus *Ischnocnema* (Anura: Brachycephalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 610–620.
- Cisneros-Heredia, D. F., Armijos-Ojeda, D. and Valarezo, K. 2009. First country record of *Pristimantis metabates* (Duellman and Pramuk) and distribution extension of *Pristimantis skydmainos* (Flores and Rodríguez) in eastern Ecuador (Amphibia, Anura, Strabomantidae). *Herpetology Notes* 2:185-188.
- Cisneros-Heredia, D. F. 2006. Amphibia, Brachycephalidae, *Eleutherodactylus skydmainos*: first country record, Ecuador. *Check List* 2:47–49.
- Duellman, W. E. y Lehr, E. 2009. Terrestrial breeding frogs (Strabomantidae) in Peru. NTV Science. Germany: 382 pp.
- Elmer, K. R. y Cannatella, D. C. 2008. Three new species of leaf litter frogs from the upper , Amazon forests: cryptic diversity within *Pristimantis "ockendeni"* (Anura: Strabomantidae) in Ecuador. *Zootaxa* 1784:14185.
- Elmer, K. R., Dávila, J. A. y Loughheed, S. C. 2007. Applying new inter-individual approaches to assess fine-scale population genetic diversity in a neotropical frog, *Eleutherodactylus ockendeni*. *Heredity* 2007:40452.
- Flores, G. 1988. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Pacific slopes of the Ecuadorian Andes, with comments on the *E. devillei* assembly. *Copeia* 1988 :110-116.
- Frost, D.R. 2014. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at

- <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- García-Cárdenas, J. 2010. Diversificación del complejo de especies *Pristimantis buckleyi* y *Pristimantis curtipes* en los Andes de Ecuador. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito. Pp: 1–114.
- Guayasamin, J. M., Castroviejo-Fishe, S., Ayarzagüena, J., Trueb, L. y Vilá, C. 2008. Phylogenetic relationships of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48:574–595.
- Guayasamin, J. M. y Arteaga, A. F. 2013. A new species of the *Pristimantis orestes* group (Amphibia: Strabomantidae) from the high Andes of Ecuador, Reserva Mazar. *Zootaxa* 3616:345–346.
- Guayasamin, J. M., Mendoza, Á. M., Longo, A. V., Zamudio, K. R., y Bonaccorso, E. 2014. High prevalence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in an andean frog community (Reserva Las Gralarias, Ecuador). *Amphibian & Reptile Conservation* 8:33–44.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- Hedges, S. B., Duellman, W. E. y Heinicke, M. P. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737:1–182
- Heinicke, M. P., Duellman, W. E. y Hedges, S. B. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 104: 10092–10097.
- Heinicke, M.P., Duellman, W.E., Trueb, L.A., Means, D.B., MacCulloch, R.D. y Hedges, S.B. 2009. A new frog family (Anura: Terrarana) from South America and an expanded direct-developing clade revealed by molecular phylogeny. *Zootaxa* 2211: 1–35.
- UICN. 2001. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. ii + 33 pp.

- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 29 October 2014.
- Lehr, E. y Coloma, L.A. 2008. A minute new Ecuadorian Andean frog (Anura: Strabomantidae, *Pristimantis*). *Herpetologica*, 64, 354–367.
- Lynch, J. D. 1976. The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Occasional Papers of the Museum of Natural History*. 61, 1–24.
- Lynch, J. D. 1979. The identity of *Eleutherodactylus vertebralis* (Boulenger) with the description of a new species from Colombia and Ecuador (Amphibia: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology* 13 (4):411–418.
- Lynch, J. D. 1980. Two new species of earless frogs allied to *Eleutherodactylus surdus* (Leptodactylidae) from Pacific slopes of the Ecuadorian Andes. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 93 (2):327–328.
- Lynch, J. D. 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of Northern Ecuador and adjacent Colombia. *Miscellaneous Publication. Museum of Natural History, University of Kansas*, 72: 1–46.
- Lynch, J. D. 1983. A new Leptodactylid frog from the cordillera oriental of Colombia. Pp: 52-57 en: Rhodin, A. & Miyata, K. (eds.) *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Museum of Comparative Zoology. Cambridge*.
- Lynch, J. D. 1995. Three new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from Paramos of the Cordillera Occidental of Colombia. *Journal of Herpetology* 29:513–521.
- Lynch, J. D. y Duellman, W. E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: Systematics, Ecology, and Biogeography. *University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication*, 23:1-236.
- Lynch, J. D. y Trueb, L. 1980. A new species of *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) from the cloud forests of western Ecuador. *Copeia* 1980:392-396.
- Lynch, J. D., Ruiz-Carranza, P. M. y Miyamoto, J. 1994. The identities of the colombian frogs confused with *Eleutherodactylus latidiscus* (Boulenger) (Amphibia: Anura, Leptodactylidae). *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas* 170:1-42.

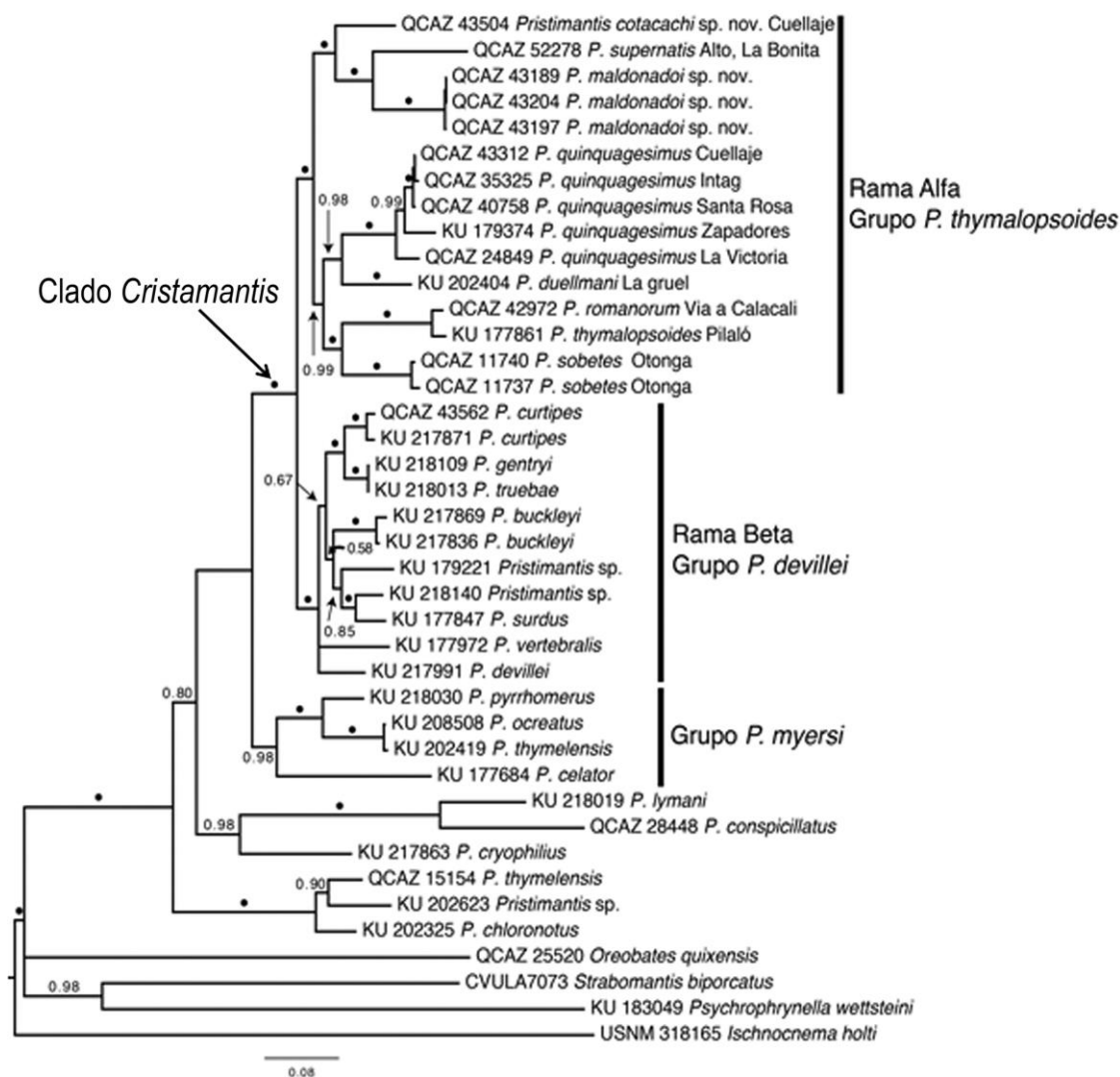
- Menéndez-Guerrero, P. y Graham, C. H. 2013. Evaluating multiple causes of amphibian declines of Ecuador using geographical quantitative analyses. *Ecography* 36:1-14.
- Ministerio del Ambiente del Ecuador (MAE). 2013. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.
- Padial, J., Grant, T. y Frost, D. 2014. Molecular systematics of Terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825:1-132.
- Páez-Moscoso, D. J., Guayasamin, J. M. y Yáñez-Muñoz, M. H. 2011. A new species of Andean toad (Bufonidae, *Osornophryne*) discovered using molecular and morphological data, with a taxonomic key for the genus. *ZooKeys* 108:73–97.
- Páez-Vacas, M. I., Coloma, L. A., Santos, J. C. 2010. Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa* 2711:175.
- Pinto-Sanchez, N. R., Ibañez, R., Madrinan, S., Sanjur, O. I., Bermingham, E. y Crawford, A. J. 2012. The Great American Biotic Interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62:954–72.
- Pyron, A. y Wiens, J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543-583
- Reyes-Puig, J. P. y Yáñez-Muñoz, M. H. 2012. Una nueva especie de *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) del corredor ecológico Llanganates-Sangay, Andes de Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoologia* 56:81-91.
- Reyes-Puig, J. P., Yáñez-Muñoz, M. H., Cisneros-Heredia, D. F. y Ramírez, S. 2010. Una nueva especie de rana *Pristimantis* (Terrarana: Strabomantidae) de los bosques nublados de la cuenca alta del río Pastaza, Ecuador. *Avances*, Vol. 3: B74-B77.
- Reyes-Puig, M., Reyes-Puig, J. P., Yáñez-Muñoz, M. H. 2013. Ranas terrestres del género *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) de la Reserva Ecológica Río Zúñag,

- Tungurahua, Ecuador: Lista anotada y descripción de una especie nueva. Avances en Ciencias e Ingenierías. Sección B 5:5-13.
- Rojas-Runjaic, F.J.M., Delgado, A. J. y Guayasamin, J. M. 2014. A new rainfrog of the *Pristimantis myersi* Group (Amphibia, Craugastoridae) from Volcán Pichincha, Ecuador. Zootaxa 3780:36-50.
- Ron, S., D. Cannatella, y Coloma, L. A. 2004. Two new species of *Physalemus* (Anura: Leptodactylidae) from western Ecuador. Herpetologica 60, 261-275.
- Ron, S. R., Santos, J. C. y Cannatella, D. C. 2006. Phylogeny of the túngara frog genus *Engystomops* (= *Physalaemus pustulosus* species group; Anura: Leptodactylidae). Molecular phylogenetics and evolution 39:392–403.
- Ron, S. R., Guayasamin, J. M., Yáñez-Muñoz, M. H., Merino-Viteri, A. y Ortiz, D. A. 2014. AmphibiaWebEcuador. Versión 2014.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <<http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/anfibios/AnfibiosEcuador>>, acceso 3 de enero, 2014.
- SPSS Inc. 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc.
- Terán, A. y Guayasamin, J. M. 2010. The smallest terrestrial vertebrate of Ecuador: A new frog of the genus *Pristimantis* (Amphibia: Strabomantidae) from the Cordillera del Cóndor. Zootaxa 2447:53-68.
- Valencia, J., Yáñez-Muñoz, M. H., Betancourt-Yépez, R., Terán-Valdez, A. y Guayasamin, J. M. 2010. Una llamativa nueva especie de *Pristimantis* (Anura: Terrarana: Strabomantidae) de las estribaciones noroccidentales de los Andes de Ecuador. Avances en Ciencias e Ingenierías 3:B41-B45
- Valencia, J., Bejarano-Muñoz, E. P. y Yáñez-Muñoz, M. H. 2013. Una nueva especie de rana *Pristimantis* verde (Anura: Craugastoridae) de los bosques andinos del Distrito Metropolitano de Quito, Ecuador. Herpetotropicos 9:25-35.
- Vieites, D.R., Min, M.S. y Wake, D.B., 2007. Rapid diversification and dispersal during periods of global warming by plethodontid salamanders. Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America, 106, 19903–19907.
- Yáñez-Muñoz, M. H., Cisneros-Heredia, D. F. y Reyes-Puig, J. P. 2010a. Una nueva especie de rana terrestre *Pristimantis* (Anura: Terrarana: Strabomantidae) de la

cuenca alta del Río Pastaza, Ecuador. Avances en Ciencias e Ingenierías 3:B28–B32.

- Yáñez-Muñoz, M. H., Meza-Ramos, P. A., Cisneros-Heredia, D. F. y Reyes-Puig, J. P. 2010b. Descripción de tres nuevas especies de ranas del género *Pristimantis* (Anura: Terrarana: Strabomantidae) de los bosques nublados del Distrito Metropolitano de Quito, Ecuador. Avances en Ciencias e Ingenierías. Sección B, 3:16-27.
- Yáñez-Muñoz, M. H., Toral-Contreras, E., Meza-Ramos, P., Reyes-Puig, J. P., Bejarano-Muñoz, E. P., Mueses Cisneros, J. J. y Paucar, D. 2012. New country records for five species of *Pristimantis* Jiménez de la Espada, 1870 from Ecuador. Check List 8:286-290.
- Yáñez-Muñoz, M. H. y Bejarano-Muñoz, E. P. 2013. Lista actualizada de ranas terrestres *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) en las Estribaciones Occidentales del Distrito Metropolitano de Quito, Andes de Ecuador. Boletín Técnico, Serie Zoológica 11:125-150.

## 8. FIGURAS



**Figura 1.** Filograma de consenso Bayesiano de las relaciones de ranas terrestres del género *Pristimantis*. El filograma se obtuvo del análisis de hasta 2470 pb de DNA mitocondrial para los genes 16S, ND1, tRNA Leu, tRNA Ile, y tRNA Gln. Las probabilidades posteriores Bayesianas se indican sobre las ramas (círculos negros para valores de 1). El nombre de la especie está antecedido por el número de museo del individuo o su número de accesión GenBank (ver Tabla 1).

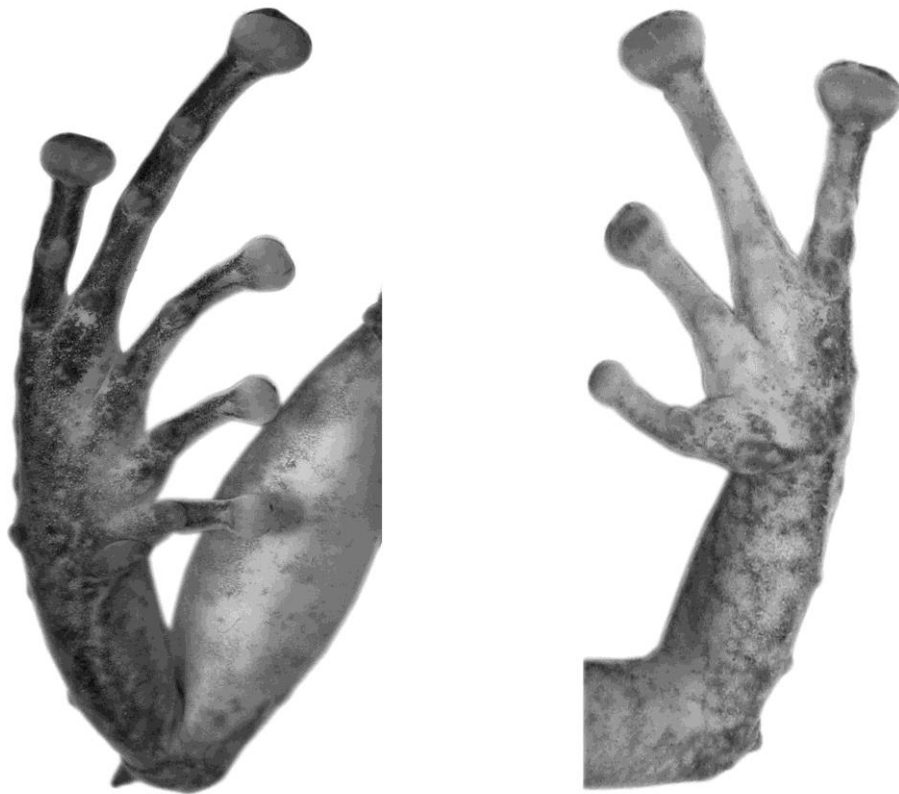


**Figura 2.** Aspecto dorsal ventral y lateral del Holotipo de *Pristimantis maldonadoi* ECC1 QCAZ 43189 ♀ LRC= 47.62 mm (Fotos: MYM).





**Figura 3.** Detalle de la cabeza de perfil y vista dorsal en *Pristimantis maldonadoi* ECC1. Holotipo QCAZ 43189 ♀.



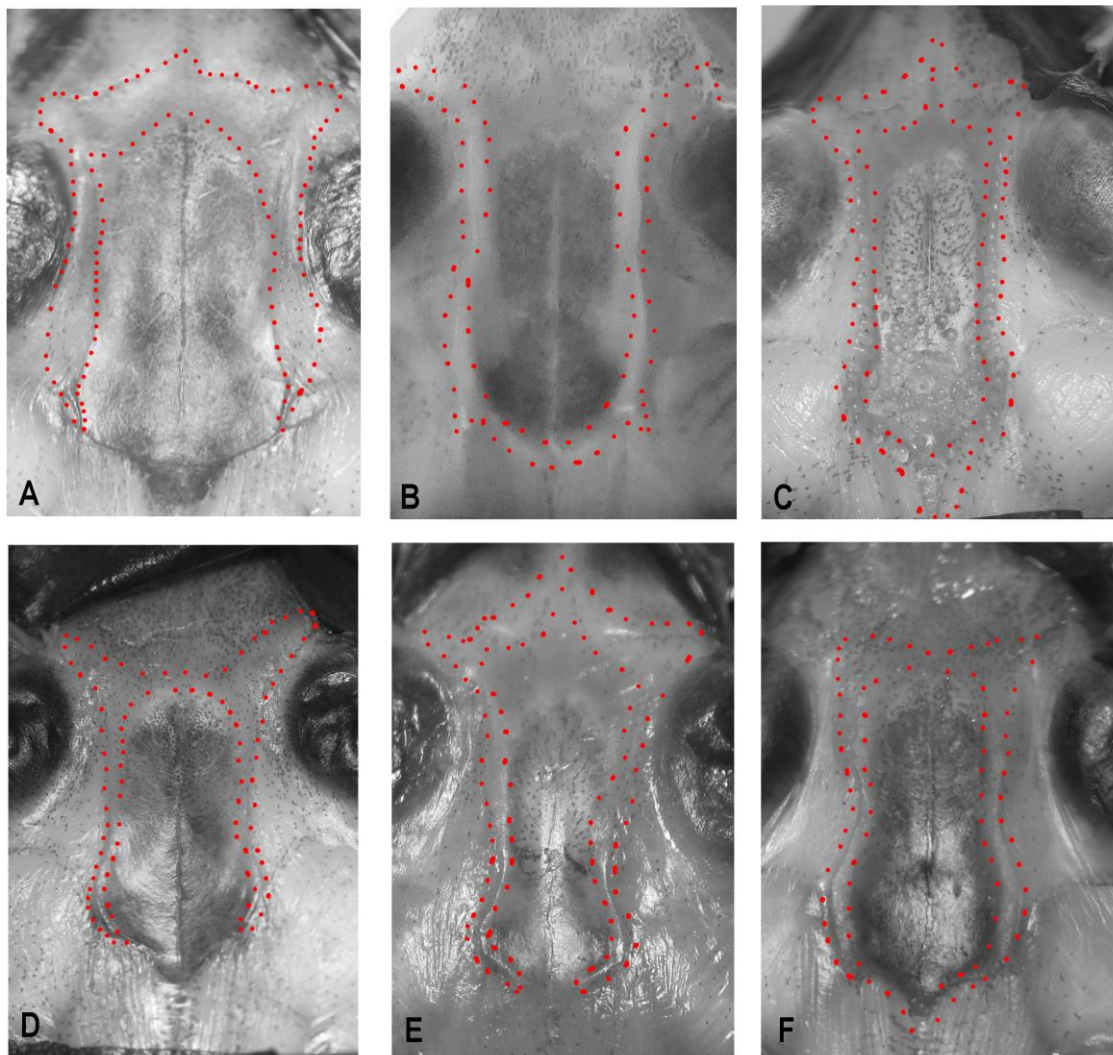
**Figura 4.** Detalle del pie y mano de *Pristimantis maldonadoi* ECC1., Holotipo QCAZ 43189 ♀. (Fotos: MYM).



**Figura 5.** Detalle de la coloración en vida en *Pristimantis maldonadoi* ECC1., columna izquierda, QCAZ 57062 ♂; columna izquierda QCAZ 57063 ♀. (Fotos: MYM).



**Figura 6.** Variación de la coloración dorsal en *Pristimantis maldonadoi* ECC1. De izquierda a derecha, fila superior: Holotipo QCAZ 43189 ♀, DHMECN 2370 ♂; DHMECN 2328 ♂; fila inferior DHMECN 2329 ♂ DHMECN 10248 ♂; DHMECN 2367 ♂; (Fotos: MYM).

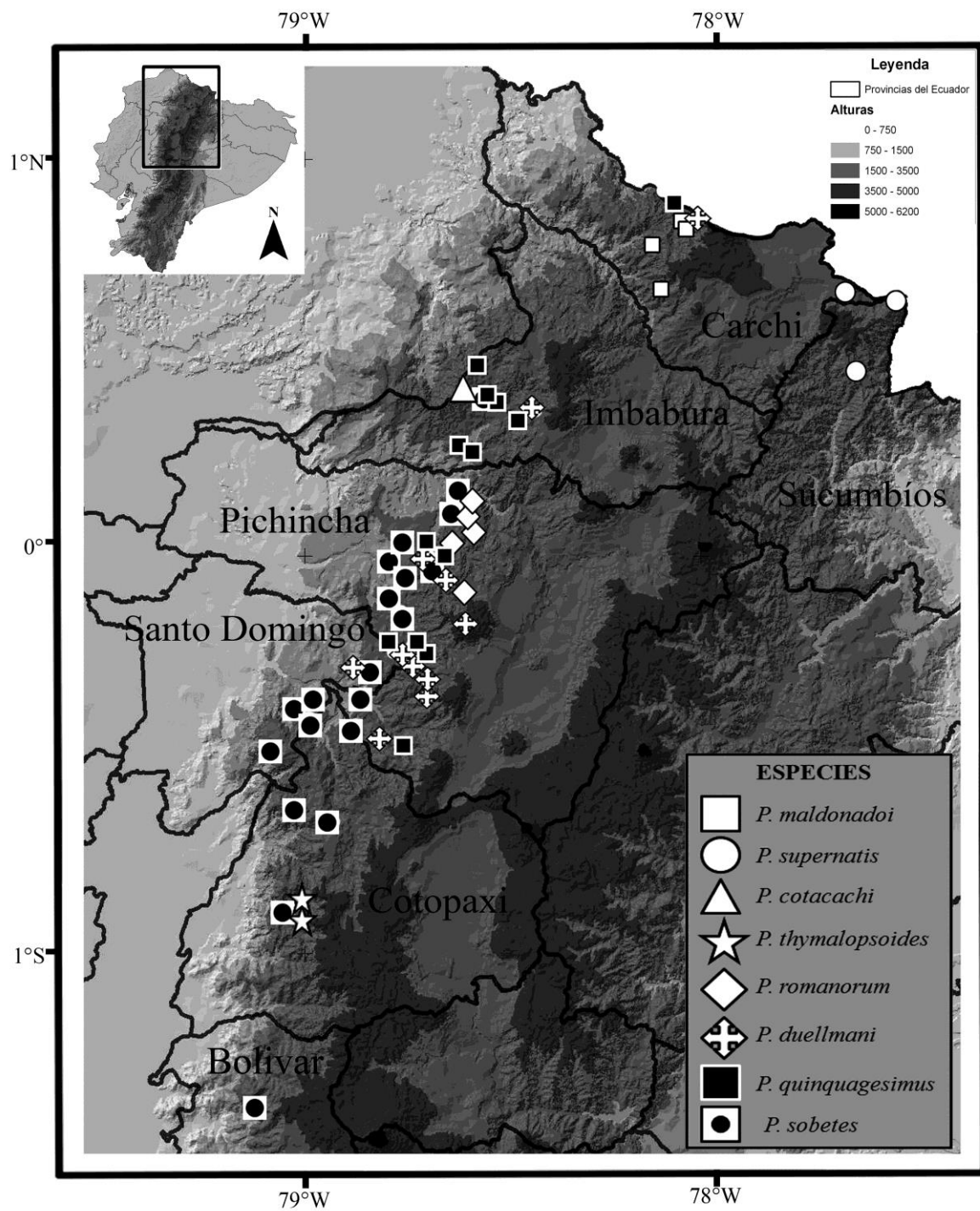


**Figura 7.** Condiciones de crestas craneales en algunos especímenes diseccionados de *Pristimantis*: (A) *P. cotacachi* ECC2, QCAZ 43504; (B) *P. maldonadoi* ECC1, DHMECN 1848; (C) *P. quinquagesimus* QCAZ 24849; (D) *P. romanorum* QCAZ 42792; (E) *P. duellmani* QCAZ 3805; (F) *P. devillei* KU 14341. Los contornos de la cresta craneal se delinean punteados de rojo.





**Figura 8.** Fotos en vida de ranas del grupo de especies *Pristimantis thymalopsoides*. De izquierda a derecha, fila superior: *P. cotacachi* ECC2., QCAZ 43504 (SRR); *P. supernatis*, QCAZ 46569 (SRR); *P. maldonadoi* ECC1., QCAZ25000 (MYM); segunda fila, inferior: *P. quinquagesimus* DHMECN 7064 (MYM); *P. duellmani* KU 165968 (BIKU); *P. romanorum* DHMECN 4253 (MYM); tercera fila: *P. thymalopsoides* KU 177863 (BIKU); *P. sobetes* DHMECN 3497 (MYM).



**Figura 9.** Mapa de distribución de las ECC y sus especies hermanas.



**Figura 10.** Aspecto dorsal, ventral y lateral del Holotipo de *Pristimantis cotacachi* ECC2. QCAZ 43504 ♀ LRC = 23.84 mm (Fotos: MYM).



**Figura 11.** Figura 11. Detalle de la cabeza de perfil y vista dorsal de *Pristimantis cotacachi* ECC2. Holotipo QCAZ 43504 ♀ (Fotos: MYM).



**Figura 12.** Detalle del pie y mano en *Pristimantis cotacachi* ECC2., Holotipo QCAZ 43504 ♀ (Fotos: MYM).

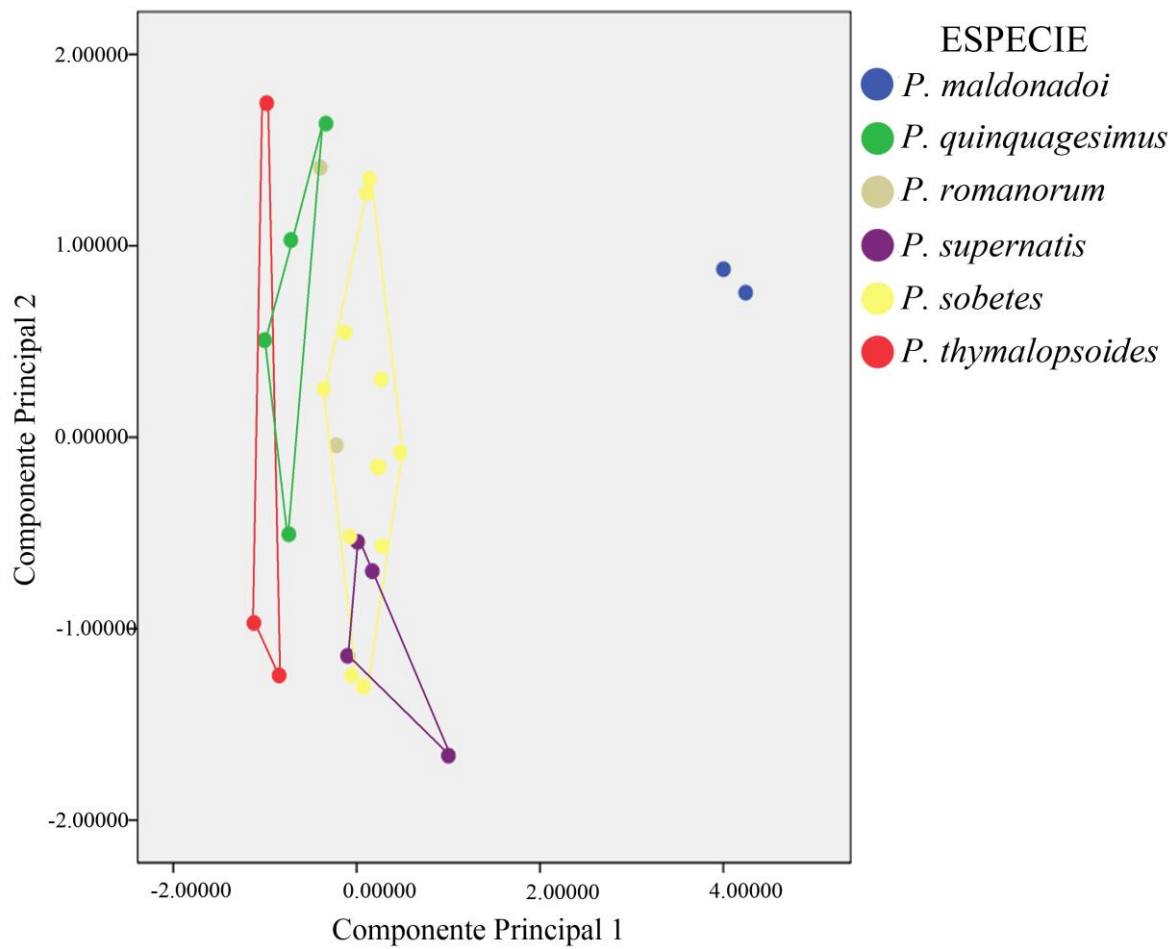




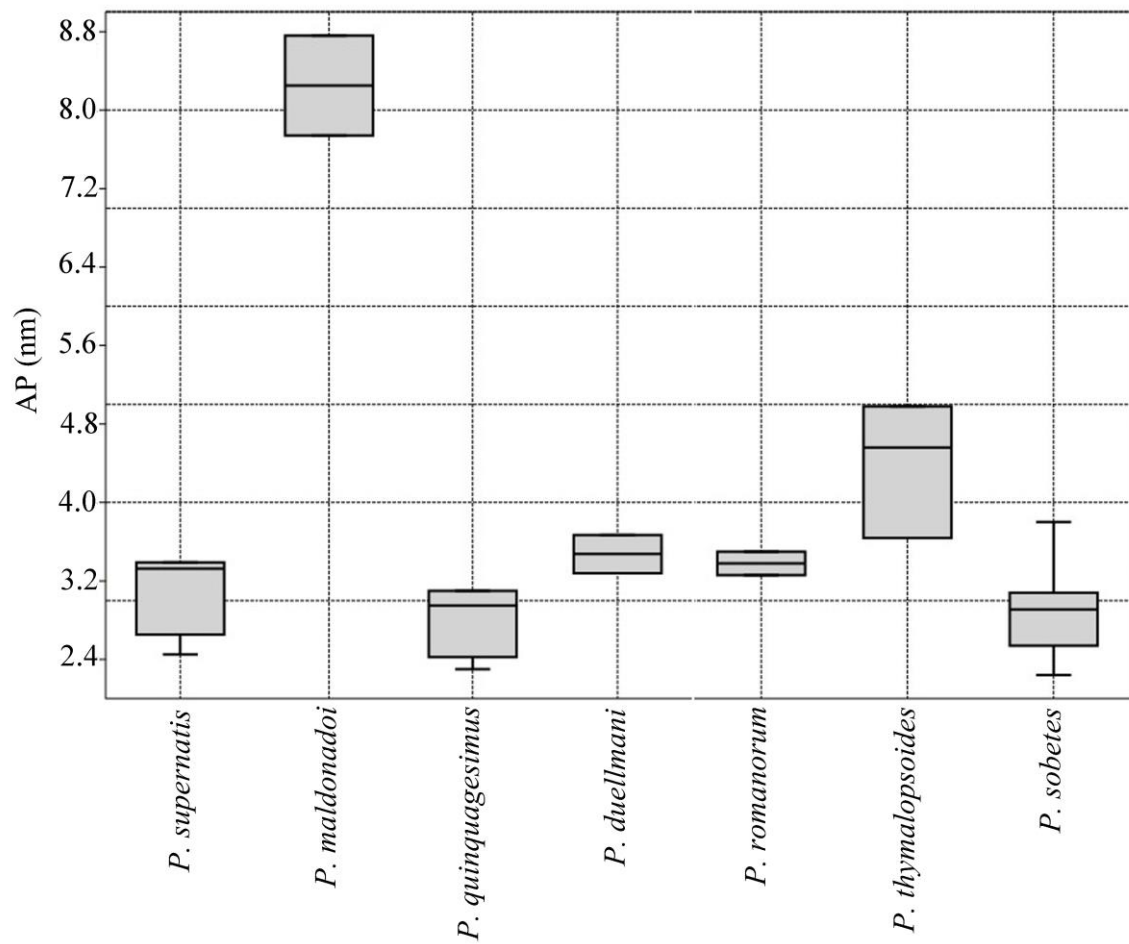
**Figura 13.** Variación de la coloración dorsal y ventral en *Pristimantis cotacachi* ECC2. De izquierda a derecha Holotipo QCAZ 43504 ♀, QCAZ 43327 ♂; QCAZ 43326 juvenil (Fotos: SRR-AWE).



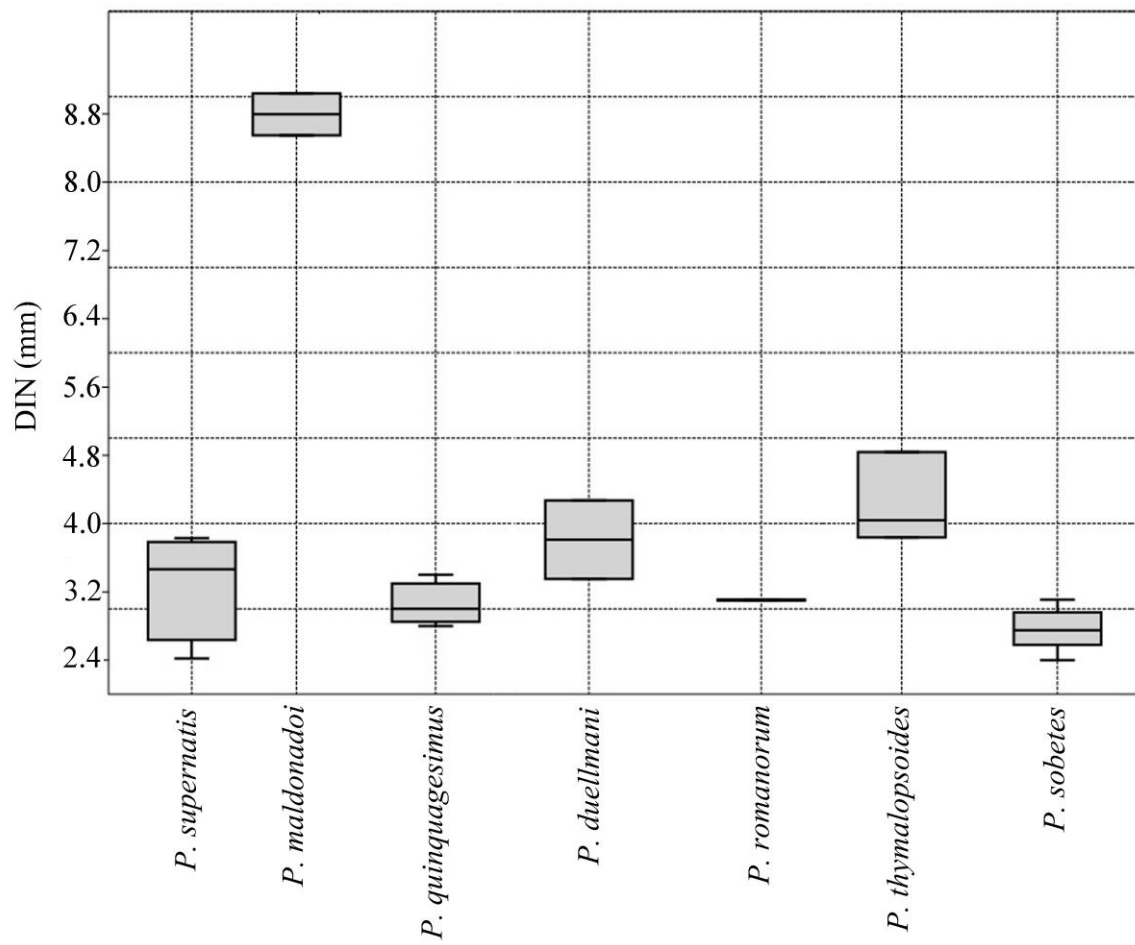
**Figura 14.** Variación de la coloración dorsal y ventral en *Pristimantis cotacachi* ECC2. De izquierda a derecha Holotipo QCAZ 43504 ♀; QCAZ 43327 ♂; QCAZ 43326 juvenil (Fotos: MYM).



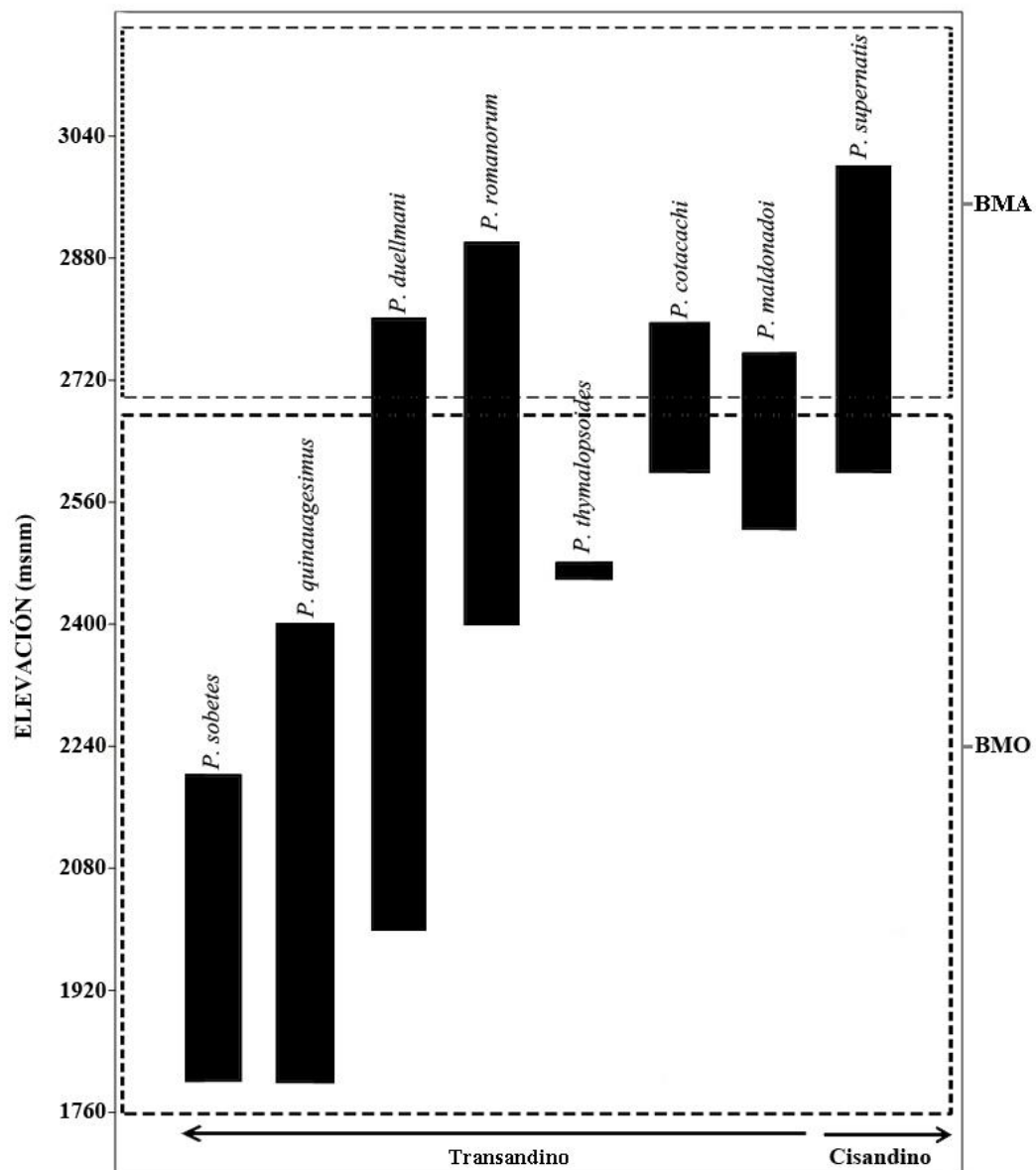
**Figura 15.** Análisis de Componentes Principales para variables morfológicas de algunas especies del clado asociado a las ECC.



**Figura 16.** Diagrama de cajas para el rango del ancho del párpado (AP) en hembras adultas del clado asociada a la ECC1.

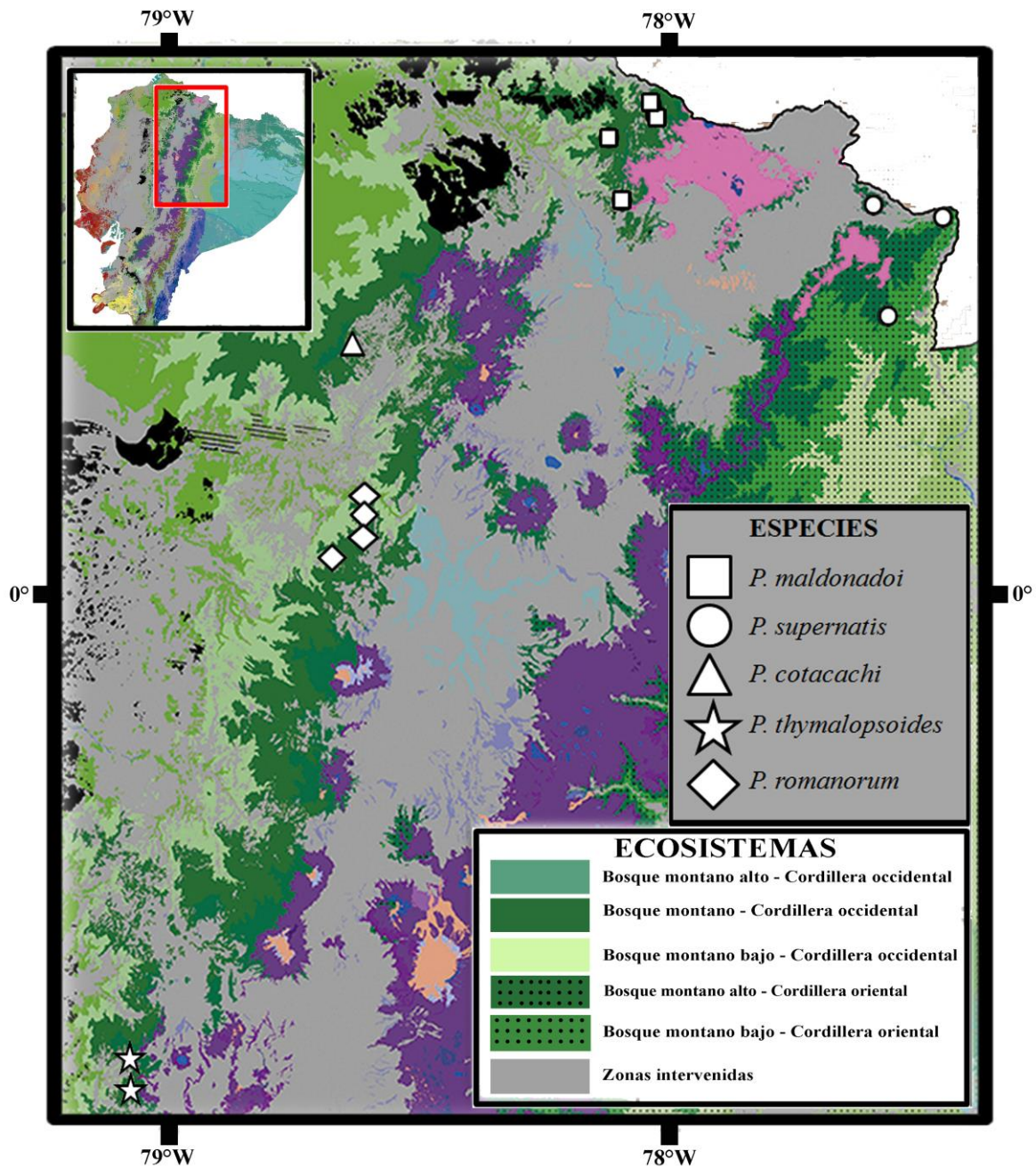


**Figura 17.** Diagrama de cajas para el rango del distancia internarinal (DIN) en hembras adultas, del clado asociada a las ECC1.

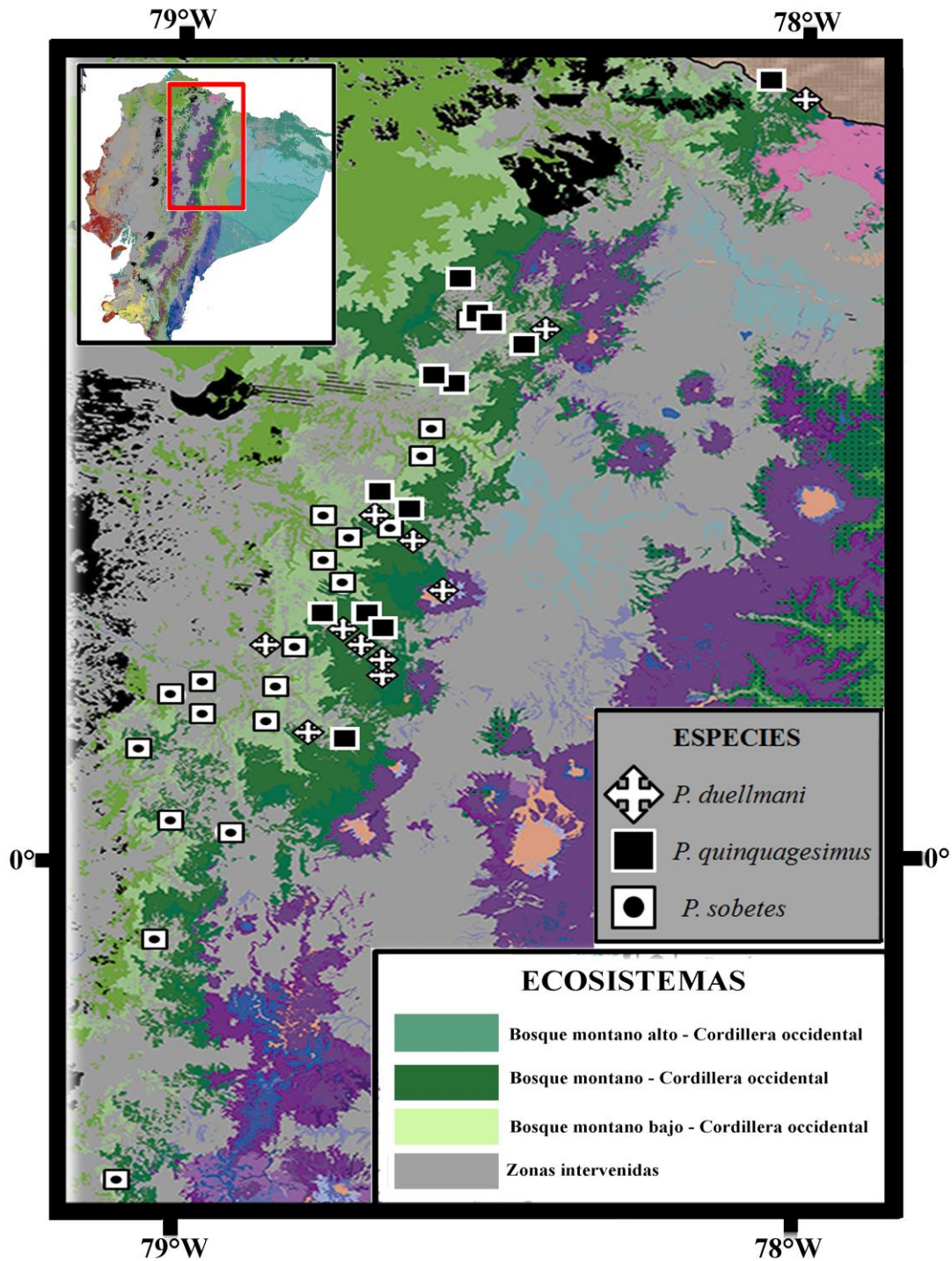


**Figura 18.** Distribución altitudinal del clado asociado a las ECC. BAM = Bosque montano alto; BMO = Bosque Montano.





**Figura 19.** Mapa de cinco especies del Clado Alfa *Cristamantis* con distribuciones restringidas en los ecosistemas de los Andes de Ecuador.



**Figura 20.** Mapa de tres especies del Clado Alfa *Cristamantis* con amplias distribuciones en los ecosistemas de los Andes de Ecuador.



## 9. TABLAS

**Tabla 1.** Números de accesoión para las secuencias de DNA usadas en el análisis filogenético.

No. de Museo	Especie	No. de accesoión GenBank		Referencia
		<i>16S</i>	<i>ND1</i>	
USNM 318165	<i>Ischnocnema holti</i>	EU186722	--	Hedges <i>et al.</i> 2008
QCAZ 25520	<i>Oreobates quixensis</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
KU 217836	<i>Pristimantis buckleyi</i>	EF493350	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 217869	<i>Pristimantis buckleyi</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
KU 177684	<i>Pristimantis celator</i>	EF493685	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 202325 (WED 52959)	<i>Pristimantis chloronotus</i>	AY326007	--	Darst & Cannatella. 2004
QCAZ 28448	<i>Pristimantis conspicillatus</i>	EF493529	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 217863	<i>Pristimantis cryophilus</i>	EF493672	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
QCAZ 43562	<i>Pristimantis curtipes</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
KU 217871	<i>Pristimantis curtipes</i>	EF493513	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 217991	<i>Pristimantis devillei</i>	EF493688	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 202404 (WED 53050)	<i>Pristimantis duellmani</i>	AY326003	--	Darst & Cannatella. 2004
KU 218109	<i>Pristimantis gentryi</i>	EF493511	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 218019	<i>Pristimantis lymani</i>	EF493392	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
QCAZ 43189	<i>Pristimantis maldonadoi</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
QCAZ 43197	<i>Pristimantis maldonadoi</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
QCAZ 43204	<i>Pristimantis maldonadoi</i>	pendiente	--	Este estudio
KU 208508	<i>Pristimantis ocreatus</i>	EF493682	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 218030	<i>Pristimantis pyrrhomerus</i>	EF493683	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
QCAZ 24849	<i>Pristimantis quinquagesimus</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
QCAZ 35325	<i>Pristimantis quinquagesimus</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
QCAZ 40758	<i>Pristimantis quinquagesimus</i>	pendiente	--	Este estudio
QCAZ 43312	<i>Pristimantis quinquagesimus</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
KU 179374	<i>Pristimantis quinquagesimus</i>	EF493690	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
QCAZ 42972	<i>Pristimantis romanorum</i>	pendiente	pendiente	Este estudio

No. de Museo	Especie	No. de accesión GenBank		Referencia
		<i>16S</i>	<i>ND1</i>	
QCAZ 11737	<i>Pristimantis sobetes</i>	pendiente	--	Este estudio
QCAZ 11740	<i>Pristimantis sobetes</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
QCAZ 43504	<i>Pristimantis cotacachi</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
QCAZ 52278	<i>Pristimantis supernatis</i>	pendiente	--	Este estudio
KU 179221	<i>Pristimantis</i> sp.	EU186700	--	Hedges <i>et al.</i> 2008
KU 202623	<i>Pristimantis</i> sp.	AY326002	--	Darst & Cannatella. 2004
KU 218140	<i>Pristimantis</i> sp.	EU186661	--	Hedges <i>et al.</i> 2008
KU 177847	<i>Pristimantis surdus</i>	EF493687	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 177861	<i>Pristimantis thymalopsoides</i>	EF493514	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
QCAZ 15154	<i>Pristimantis thymelensis</i>	pendiente	pendiente	Este estudio
KU 202419 (WED 53004)	<i>Pristimantis thymelensis</i>	AY326009	--	Darst & Cannatella. 2004
KU 218013	<i>Pristimantis truebae</i>	EF493512	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 177972	<i>Pristimantis vertebralis</i>	EF493689	--	Heinicke <i>et al.</i> 2007
KU 183049	<i>Psychrophrynella wettsteini</i>	EU186696	GQ345250	Hedges <i>et al.</i> 2008; Heinicke <i>et al.</i> 2009
CVULA 7073	<i>Strabomantis biporcatus</i>	EU186691	GQ345249	Hedges <i>et al.</i> 2008; Heinicke <i>et al.</i> 2009

**Tabla 2.** Estadísticas descriptivas de la serie tipo de dos especies nuevas *Pristimantis* de los Andes Norte de Ecuador. Se muestra el rango y, entre paréntesis, la media  $\pm$  desviación estándar.

	<i>Pristimantis maldonadoi</i> ECC1		<i>Pristimantis cotacachi</i> ECC2	
	machos (n = 8)	hembras (n = 4)	machos (n = 1)	hembras (n = 1)
LRC	24.72–39.83 (31.01 $\pm$ 5.51)	42.52–50.03 (47.14 $\pm$ 4.04)	27.84	23.89
AC	8.57–14.93 (11.17 $\pm$ 2.22)	14.83–18.12 (16.26 $\pm$ 1.86)	10.37	9.06
LC	7.61–11.54 (9.7 $\pm$ 1.54)	13.42–16.59 (14.59 $\pm$ 1.73)	10.73	9.73
ON	2.64–5.16 (3.99 $\pm$ 1.02)	4.57–6.59 (5.49 $\pm$ 4.04)	3.24	2.44
DIN	1.78–3.18 (2.38 $\pm$ 0.4)	1.78–3.77 (2.97 $\pm$ 1.05)	2.59	1.84
DIO	2.77–6.69 (3.8 $\pm$ 1.48)	4.43–5.53 (5.08 $\pm$ 0.57)	3.21	3.39
AP	2.14–3.28 (2.7 $\pm$ 0.49)	3.32–5.02 (4.06 $\pm$ 0.87)	2.92	2.54
DT	0.87–1.69 (1.32 $\pm$ 0.31)	1.24–2.5 (2.07 $\pm$ 0.72)	1.95	1.55
DO	2.57–4.29 (3.18 $\pm$ 0.58)	3.8–5.6 (4.69 $\pm$ 0.9)	3.79	3.04
LT	12.8–21.53 (16.36 $\pm$ 3.22)	22.21–23.56 (23.03 $\pm$ 0.72)	14.3	13.22
LM	8.03–23.03 (11.28 $\pm$ 5.3)	14.07–15.94 (14.99 $\pm$ 0.93)	9.29	8.34
LP	12.08–19.23 (14.91 $\pm$ 2.76)	21.82–25.4 (23.24 $\pm$ 1.89)	14.04	12.6

**Tabla 3.** Matriz de componentes principales rotados obtenidos de las variables morfológicas del clado Alfa *Cristamantis*.

Variables morfológicas	Componentes			
	1	2	3	4
Longitud de la tibia	0.138	0.702	-0.591	0.098
Longitud del pie	0.065	0.869	0.104	-0.029
Largo de la cabeza	0.533	0.64	-0.351	0.041
Ancho de la cabeza	0.206	0.765	0.065	0.003
Ancho del párpado	0.949	0.07	0.009	0.069
Distancia interorbital	0.865	0.068	0.027	-0.086
Distancia internarinal	0.925	0.234	-0.011	0.077
Distancia ojo–narina	-0.526	0.402	-0.447	0.076
Diámetro del ojo	-0.073	0.72	-0.176	-0.040
Diámetro del tímpano	-0.045	0.01	0.845	0.083
Longitud de la mano	0.11	-0.078	0.845	-0.229
Ancho del dígito IV del pie	0.055	-0.026	-0.321	0.871
Ancho del dígito III de la mano	-0.020	0.001	0.124	0.946
<b>Sumas de extracción de las cargas</b>				
Total	4.015	2.898	1.885	1.365
% of Varianza	30.882	22.295	14.5	10.5
% acumulado	30.882	53.177	67.677	78.18

**Tabla 4.** Comparaciones de pares de Tukey estadísticamente significativas para el ancho del párpado (AP) en algunas especies del clado Alfa *Cristamantis*. Valores de Tukey Q bajo la diagonal, valores de *p* sobre la diagonal. Comparaciones con significancia se muestran con sombra gris.

	<i>P. supernatis</i>	<i>P. maldonadoi</i>	<i>P. quinquagesimus</i>	<i>P. duellmani</i>	<i>P. romanorum</i>	<i>P. thymalopsoides</i>	<i>P. sobetes</i>
<i>P. supernatis</i>		0.0001547	0.9875	0.9707	0.9942	0.05584	0.9948
<i>P. maldonadoi</i>	18.25		0.0001547	0.0001547	0.0001547	0.0001547	0.0001547
<i>P. quinquagesimus</i>	1.059	19.31		0.6624	0.7976	0.01116	1
<i>P. duellmani</i>	1.255	16.99	2.313		1	0.2846	0.7304
<i>P. romanorum</i>	0.9164	17.33	1.975	0.3381		0.192	0.8529
<i>P. thymalopsoides</i>	4.523	13.73	5.582	3.268	3.606		0.01441
<i>P. sobetes</i>	0.8954	19.14	0.1634	2.15	1.812	5.418	

**Tabla 5.** Comparaciones de pares de Tukey estadísticamente significativas para la distancia internarinal (DIN) en algunas especies del clado Alfa *Cristamantis*. Valores de Tukey Q bajo la diagonal, valores de *p* sobre la diagonal. Comparaciones con significancia se muestran con sombra gris.

	<i>P. supernatis</i>	<i>P. maldonadoi</i>	<i>P. quinquagesimus</i>	<i>P. duellmani</i>	<i>P. romanorum</i>	<i>P. thymalopsoides</i>	<i>P. sobetes</i>
<i>P. supernatis</i>		0.0001547	0.9838	0.6511	0.9958	0.07749	0.6547
<i>P. maldonadoi</i>	24.99		0.0001547	0.0001547	0.0001547	0.0001547	0.0001547
<i>P. quinquagesimus</i>	1.113	26.1		0.2307	1	0.01467	0.9746
<i>P. duellmani</i>	2.34	22.65	3.453		0.3055	0.8054	0.04495
<i>P. romanorum</i>	0.8632	25.85	0.2499	3.203		0.0216	0.9389
<i>P. thymalopsoides</i>	4.293	20.69	5.406	1.954	5.157		0.002186
<i>P. sobetes</i>	2.331	27.32	1.218	4.671	1.468	6.625	

**Tabla 6.** Categoría de riesgo de extinción del clado asociado a las ECC, de acuerdo a la clasificación de la IUCN (2014) y Ron *et al.* (2014). EN= En Peligro, VU= Vulnerable, NT= Casi Amenazado; DD= Datos insuficientes, NE= No Evaluado.

	IUCN		Ron <i>et al.</i> (2014)	Presencia en Áreas protegidas	Población
	Categoría	Criterio			
<i>P. cotacachi</i> ECC2	NE		NE	No está dentro de ninguna reserva del SNAP	Desconocido
<i>P. maldonadoi</i> ECC1	NE		NE	No está dentro de ninguna reserva del SNAP	Desconocido
<i>P. romanorum</i>	NE		NE	No está dentro de ninguna reserva del SNAP	Desconocido
<i>P. quinquagesimus</i>	VU	B1ab(iii)	NT	Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas y Reserva Ecológica Ilinizas	Decreciendo
<i>P. duellmani</i>	VU	B1ab(iii)	NT	Reserva Ecológica Cotacachi-Cayapas y Reserva Ecológica Ilinizas	Decreciendo
<i>P. supernatis</i>	VU	B1ab(iii,v)	DD	Reserva Ecológica Cayambe-Coca	Decreciendo
<i>P. thymalopsoides</i>	EN	B1ab(iii)	VU	No está dentro de ninguna reserva del SNAP	Decreciendo
<i>P. sobetes</i>	EN	B1ab(iii)	DD	No está dentro de ninguna reserva del SNAP	Decreciendo

## 10. APÉNDICES

### APÉNDICE I. Detalles de la inferencia filogenética inferida por Ron *et al.* (no publicada).

Estimamos las relaciones filogenéticas de las nuevas especies y especies relacionadas en base a nuevas secuencias de los genes mitocondriales 16S (secuencia parcial), ND1, tRNA Leu, tRNA Ile, y tRNA Gln para un total de hasta 2470 bp de. Para ampliar el muestreo de especies también incluimos muestras del GenBank. Las muestras, incluyendo sus números de acceso GenBank, están listadas en la Tabla 1. Como grupo externo incluimos muestras de *Oreobates quixensis*, *Strabomantis biporcatus*, *Psychrophrynella wettstein* e *Ischnocnema holti*. Los factores Bayes favorecieron el esquema de partición de la matriz en cinco partes (valores > 150). Las topologías de ambos árboles de consenso (cinco particiones y una partición) fueron casi idénticas excepto por dos nodos colapsados en el árbol de una partición. Los factores Bayes favorecieron el esquema de partición de la matriz en cinco partes (valores > 150). Las topologías de ambos árboles de consenso (cinco particiones y una partición) fueron casi idénticas excepto por dos nodos colapsados en el árbol de una partición. En este trabajo solo se discutieron los resultados del análisis de cinco particiones.

### APÉNDICE II. Especímenes examinados

***Pristimantis duellmani* (10): Carchi:** 26.9 a 27.3 km carretera Maldonado–Tulcán, QCAZ1079, QCAZ1083, QCAZ1119; 26,9 km carretera Maldonado–Tulcán, QCAZ3084, QCAZ3085, QCAZ3086, QCAZ3087, QCAZ3088, QCAZ3089; **Pichincha:** Chiriboga, KU179331 (Paratipo).

***Pristimantis quinquagesimus* (25): Imbabura:** Reserva Alto Chocó, DHMECN1428–38; Cuellaje límite de la Reserva Cotacachi–Cayapas, QCAZ 43312–13; QCAZ43317, QCAZ43541; Intag, Reserva Siempre Verde, QCAZ35320, QCAZ35325; Santa Rosa, NW de Cotacachi, 2 km antes de llegar a la estación a la reserva, QCAZ40765; **Pichincha:** Chiriboga, KU 167854 (Paratipo); La Victoria, QCAZ24849, DHMECN4910–11; Reserva Bellavista, DHMECN 7064–65.

***Pristimantis romanorum* (20): Bolívar:** Recinto Tres Marías, Reserva Peñas Blancas, QCAZ42705; **Cotopaxi:** Pilaló, QCAZ16228; **Pichincha:** Cooperativa El Porvenir, finca El Cedral, QCAZ48562, QCAZ48598; km 36 vía Calacalí– La Independencia, Reserva Orquideológica “El Pahuma”, DHMECN 4252 (Holotipo), DHMECN4193–95, DHMECN

6799–802, QCAZ42939, QCAZ42943, QCAZ42971, QCAZ42972, QCAZ42973, QCAZ42974; Bosque Protector Verdecocha,

***Pristimantis sobetes* (75): Bolívar:** Bosque Protector Cashca Totoras, QCAZ21077; **Cotopaxi:** Salinas, Recinto Tres Marías, Reserva Peñas Blancas, QCAZ42704; A 18,2 km de Quillotuña, vía Pucayacu, QCAZ40391, QCAZ40398, QCAZ40402; Naranjito, Bosque Integral Otonga (BIO), QCAZ10676, QCAZ11736, QCAZ11737, QCAZ11740, QCAZ12310, QCAZ23302, QCAZ30985, QCAZ30986, QCAZ35357, QCAZ37699, QCAZ24660; Naranjito, Finca de Don Tomás Granja, QCAZ32329, QCAZ32337, QCAZ32339; Peñas Coloradas, QCAZ37997; Pilaló, QCAZ16225, QCAZ16227; San Francisco de las Pampas, sector Río Esmeraldas, QCAZ571; San Francisco de las Pampas, QCAZ33118; **Sto. Domingo:** Manuel Cornejo Astorga (Tandapi), Sarapullo, QCAZ35402; **Pichincha:** Reserva Las Gralarias, QCAZ39572, QCAZ44884, QCAZ44885, QCAZ44886, QCAZ44887, QCAZ44888, QCAZ44890, QCAZ49650, QCAZ49651, QCAZ49656, QCAZ49658, QCAZ50720, QCAZ50721; El Golán, DHMECN8805–06; Estación Experimental “La Favorita”, DHMECN2025–26, DHMECN3896; La Unión–Río Cinto, DHMECN5885–87, DHMECN5895–98, DHMECN5949; Lloa Mindo– San Carlos, DHMECN5925–28, DHMECN5931–33, DHMECN5936–37; Reserva Biológica Tamboquinde–Tandayapa, DHMECN4271–76; Zaragoza–Río Cinto, DHMECN 7441–65.

***Pristimantis supernatis* (5): Carchi:** Ipueran, DHMECN1682; Hacienda La Bretaña, DHMECN3557; **Sucumbíos:** Santa Bárbara, QCAZ50029, QCAZ50028, QCAZ46569; Alto la Bonita, DHMECN 6488.

***Pristimantis thymalopsoides* (3): Cotopaxi:** Alrededor de Pilaló y Río Pilaló, QCAZ17600; QCAZ17601, QCAZ34503.

***Pristimantis vertebralis* (73): Pichincha:** Bosque La Victoria, DHMECN4880–88; Bosque Protector Cambugán, DHMECN7211; Bosque Protector Verdecocha, DHMECN4240–41, DHMECN7347–64; Cercano estación Chiquilpe OCP, DHMECN8569, DHMECN8572; Cordillera del Saloya, DHMECN6823, DHMECN6957, DHMECN6959–77, DHMECN6979–96, DHMECN6998–7023; Reserva Maquipucuna, DHMECN 7235; Reserva Orquideológica Pahuma, DHMECN 5511.



**APÉNDICE III.** Sumario de caracteres utilizados para la caracterización de la rama clado Alfa *Cristamantis*.

<b>Especie</b>	<b>Pliegue interocular</b>	<b>Pliegue discoidal</b>	<b>Tímpano</b>	<b>Hocico en vista Dorsal</b>	<b>Hocico en vista de perfil</b>
<i>P. cotacachi</i> sp. CC1	Ausente	Poco definido	Presente	Subacuminado	redondeado
<i>P. supernatis</i>	Ausente	Poco definido	Presente	Acuminado	Acuminado
<i>P. maldonado</i> sp. CC2	Ausente	Poco definido	Presente	Acuminado	Angular
<i>P. quinquagesimus</i>	Presente	Presente, prominente	Presente	Subacumnidado	redondeado
<i>P. duellmani</i>	Ausente	Poco definido	Ausente	Redondo	truncado
<i>P. romanorum</i>	Ausente	Poco definido	Presente	Redondo	Angular
<i>P. thymalopsoides</i>	Ausente	Presente, prominente	Presente	Redondo	redondeado
<i>P. sobetes</i>	Ausente	Presente, prominente	Oculto	Subacumnidado	redondeado

**APÉNDICE III. continuación**

<b>Especie</b>	<b>Tubérculos en el párpado</b>	<b>Cresta craneal</b>	<b>Vomerinos</b>	<b>Hendiduras</b>	<b>Almohadillas nupciales</b>
<i>P. cotacachi</i> sp. CC1	Con un cónico	Condición C	Oblicuos, bajos 1 a 2	ausentes	presentes
<i>P. supernatis</i>	Con pequeños cónicos	Condición B	Triangulares 2-13	presentes	ausentes
<i>P. maldonado</i> sp. CC2	Con un tubérculo aplanados	Condición A	Triangulares 5-6	presentes	ausentes
<i>P. quinquagesimus</i>	Sin tubérculo	Condición D	Triangulares 2-10	ausentes	ausentes
<i>P. duellmani</i>	Sin tubérculo	Condición B	Triangulares 2-7	ausentes	presentes
<i>P. romanorum</i>	Con varios tubérculos subcónicos	Condición B	Triangulares 4-6	ausentes	ausentes
<i>P. thymalopsoides</i>	Con tubérculos aplanados	Condición B	Triangulares 3-6	ausentes	presentes
<i>P. sobetes</i>	Sin tubérculo	Condición B	Triangulares 2-6	ausentes	ausentes

### APÉNDICE III. continuación

Especie	Dedo I de la mano	Forma de los discos	Reborde cutáneos mano	Tubérculos ulnares
<i>P. cotacachi</i> sp. CC1	I<II	truncados	Presentes, crenulados	Presentes, cónicos
<i>P. supernatis</i>	I<II	truncados	Presentes	Presentes, bajos redondeados
<i>P. maldonado</i> sp. CC2	I<II	truncados	Presentes	Presentes, cónicos con uno en el codo
<i>P. quinquagesimus</i>	I<II	truncados	Presentes	Presentes, cónicos con uno en el codo
<i>P. duellmani</i>	I<II	truncados	Presentes	Ausentes
<i>P. romanorum</i>	I<II	truncados	Presentes	Presentes, subcónicos
<i>P. thymalopsoides</i>	I<II	truncados	Presentes	Presentes, bajos redondeados
<i>P. sobetes</i>	I<II	truncados	Presentes	Ausentes

### APÉNDICE III. continuación

Especie	Tubérculos en el talón	Tubérculos en el borde externo del tarso	Pliegue metatarsal interno
<i>P. cotacachi</i> sp. CC1	Presentes, cónico	Presentes, pequeños cónicos	ausentes
<i>P. supernatis</i>	Presentes, cónico	Presentes, pequeños subcónicos	Presente, 3/4 del tarso
<i>P. maldonado</i> sp. CC2	Presentes, calcar	Presentes, pequeños subcónicos	presente, 1/8 del tarso
<i>P. quinquagesimus</i>	Presentes, calcar	Presentes, cónicos	Presente débilmente definido
<i>P. duellmani</i>	Presentes, pequeños subcónicos	Presentes, pequeños subcónicos	ausentes
<i>P. romanorum</i>	Presentes, pequeños cónicos	Presentes, pequeños cónicos	ausentes
<i>P. thymalopsoides</i>	Presentes, pequeños cónicos	Ausentes	ausentes
<i>P. sobetes</i>	Presentes, cónico	Presentes, pequeños cónicos	ausentes

### APÉNDICE III. continuación

Especie	Tubérculos metatarsal interno	Tubérculos metatarsal externo	Tubérculos supernumerarios	Reborde cutáneos del pie
<i>P. cotacachi</i> sp. CC1	Oval 5X	oval	Presentes	Presentes, crenulados
<i>P. supernatis</i>	Oval 4X	redondo	Presentes	Presentes
<i>P. maldonado</i> sp. CC2	Oval 2-3X	triangular	Presentes, base de los dedos	Presentes, poco definidos
<i>P. quinquagesimus</i>	Oval 6-8X	subcónico	Presentes, base de los dedos	presentes
<i>P. duellmani</i>	Oval 8X	débilmente definido	Presentes, base de los dedos	Presentes
<i>P. romanorum</i>	Oval 2X	oval	Presentes	Presentes
<i>P. thymalopsoides</i>	Oval 6-8X	oval	Presentes, base de los dedos	Presentes
<i>P. sobetes</i>	Oval 5-6X	subcónico	Presentes, base de los dedos	Presentes
<i>P. sobetes</i>	Oval 5-6X	subcónico	Presentes, base de los dedos	Presentes

### APÉNDICE III. continuación

Especie	Condición del dedo V del pie	Membranas interdigitales	Coloración	Tamaños	
				Hembra	Macho
<i>P. cotacachi</i> sp. CC1	C	ausente	flancos con bandas amarillas, vientre crema y negro	27.84	13.92
<i>P. supernatis</i>	C	ausente	Flancos crema con teneues marcas negras en forma de barras	37.39–38.88	22.69
<i>P. maldonado</i> sp. CC2	B	ausente	Flancos con bandas café oscuro interrumpidas	42.52–50.03	24.72–39.83
<i>P. quinquagesimus</i>	B	ausente	Con puntos negros en los flancos o con marcas blancas	27.8–30.08	33.6–42.2
<i>P. duellmani</i>	B	Presente, basal	Sin coloración distintiva	33.6–45.8	24.9–36.00
<i>P. romanorum</i>	B	ausente	Flancos con bandas crema	38.9–40.99	31.0–34.1
<i>P. thymalopsoides</i>	C	ausente	Con puntos narajna o crema amarillneto	46.9 – 55.4	28.0–34.4
<i>P. sobetes</i>	B	ausente	Flancos con bandas café oscuro interrumpidas	17.1 –42	–

**APÉNDICE IV.** Definición del Clado de ranas Crestadas y definición de su rama Alfa (Grupo *Pristimantis thymalopsoides*):

*Cristamantis* (*nomen cladi novum*)

**Definición:** el clado que se origina del ancestro común más reciente de *Pristimantis thymalopsoides* (Lynch 1976) y *Pristimantis devillei* (Boulenger 1882).

**Diagnosis:** (1) ranas de pequeñas (hembras < 22.4 mm en *P. yumbo*) a medianas (hembras < 55.4 mm en *P. thymalopsoides*); (2) condición “S” del músculo aductor; (3) cuerpos robustos, extremidades cortas a moderadamente largas; (4) cabezas anchas; hocicos largos; (5) membrana timpánica presente, oculta bajo la piel o ausente; (6) crestas craneales presentes; (7) procesos de los odontóforos vomerinos presentes, prominentes de contorno triangular; (8) discos digitales estrechos o anchos y truncados en forma de “T”; (9) el primer dedo de la mano es más corto que el dedo II; (10) dedo V del pie en Condición B ( $V > III$ , no se extiende del borde proximal del tubérculo subarticular distal del dedo IV) o Condición C ( $V > III$ ; se extiende más allá del borde del tubérculo subarticular distal del dedo IV); (11) rebordes cutáneos laterales presentes o ausentes en los dedos de las manos y pies; (12) dedos de los pies sin membranas interdigitales o con membrana basal; (13) tubérculos cónicos o subcónicos, aplanados, pequeños o elongados en los párpados y talón, ausentes o presentes; (14) textura de la piel dorsal desde finamente granular a tuberculada, con o sin pliegues dorsolaterales dérmicos o glandulares; vientre aereolado; (15) coloración de los flancos y superficies ocultas de las extremidades discretamente contrastantes con el dorso.

**Referencia filogenética:** Este estudio (Fig. 1), Padial *et al.* (2014), Hedges *et al.* (2008), Pyron y Wiens (2011), Canedo y Haddad (2012), Pinto *et al.* (2012), y Rojas (2013), Padial *et al.* (2014).

**Etimología:** De los términos griegos *Crista* (cresta) y del griego *mantis* (rana arbórea). En referencia a que las especies del clado presentan crestas craneales.

**Composición:** *Cristamantis* está compuesto por los grupos de especies *P. thymalopsoides* y *P. devillei*, e incluye 22 especies: *P. buckleyi* (Boulenger), *P. cotacachi* ECC2, *P. cryophilus* (Lynch), *P. curtipes* (Boulenger), *P. devillei* (Boulenger), *P. duellmani* (Lynch), *P. gentryi* (Lynch y Duellman), *P. maldonadoi*

ECC1., *P. quinquagesimus* (Lynch y Trueb), *P. romanorum* Yáñez-Muñoz *et al.*, *P. supernatis* (Lynch), *P. sobetes* (Lynch), *P. surdus* (Boulenger), *P. thymalopsoides* (Lynch), *P. truebae* (Lynch y Duellman), *P. vertebralis* (Boulenger).

**Distribución:** Sur de Colombia y norte de Ecuador, en las estribaciones occidentales, orientales y altos Andes, desde los 1200 m a 4200 m de elevación.

### **Alfa Cristamantis (Grupo de especies *P. thymalopsoides*)**

**Definición:** el clado que se origina del ancestro común más reciente entre *Pristimantis supernatis* (Lynch 1980), y *Pristimantis quinquagesimus* (Lynch y Trueb 1980).

**Diagnosis:** (1) ranas de tamaño mediano con LRC máxima en hembras hasta 54.93 mm (*P. thymalopsoides*); (2) condición “S” del músculo aductor; (3) cuerpos delgados a moderadamente robustos; extremidades relativamente largas; (4) cabezas estrechas y hocicos cortos; (5) la membrana timpánica y el anillo están presentes en la mayoría de especies del grupo, o puede estar oculta bajo la piel (en *P. sobetes*) o ausente (en *P. duellmani*); (6) Crestas craneales están presentes y se presentan en cuatro condiciones (Fig. 7): (a) bordes frontoparietales fuertemente elevados (*P. maldonadoi*); (b) bordes frontoparietales elevados (*P. romanorum*, *P. supernatis*, *P. duellmani*, *P. romanorum*, *P. thymalopsoides*, *P. sobetes*); (c) bordes frontoparietales elevados encerrando la zona frontal (*P. cotacachi*); y (d) bordes frontoparietales dentados con tubérculos óseos dispersos en la fontanela parietal (*P. quinquagesimus*); (7) dientes vomerinos odontóforos están presentes, grandes, bien definidos de contorno triangular; (8) discos en los dígitos expandidos en forma de “T”; (9) dedo I de la mano es más corto que el dedo II; (10) dedo V del pie en Condición B ( $V > III$ , no se extiende del borde proximal del tubérculo subarticular distal del dedo IV) o Condición C ( $V > III$ ; se extiende más allá del borde del tubérculo subarticular distal del dedo IV) (*P. thymalopsoides* y *P. supernatis*); (11) rebordes cutáneos laterales presentes en todas las especies, bordes crenulados en *P. cotacachi*; (12) dedos de los pies sin membranas interdigitales (con membrana basal en *P. duellmani*). (13) tubérculos cónicos sobre el ojo, subcónico o ausentes; tubérculos en el talón cónicos, calcares o ausentes; borde externo del tarso con tubérculos subcónicos, aplanados o ausentes; (14) textura de la

piel del dorso finamente granular con y sin pliegues dorsolaterales dérmicos; vientre aerolado; (15) coloración de los flancos y superficies ocultas de las extremidades discretamente contrastantes con el dorso, con bandas diagonales en los flancos de color amarillo (*P. cotacachi*), café oscuro (*P. supernatis*, *P. maldonadoi*), crema (*P. romanorum*), con puntos naranja o amarillos (*P. thymalopsoides*), con puntos negros (*P. quinquagesimus*).

**Contenido:** Ocho especies *P. cotacachi* sp. CC1, *P. duellmani*, *P. maldonadoi* sp. CC2., *P. quinquagesimus*, *P. romanorum*, *P. supernatis*, *P. sobetes*, *P. thymalopsoides* (Fig. 9).

**Distribución:** Sur de Colombia y norte de Ecuador, en su mayoría (siete de las ocho especies) habitan los bosques montanos de las estribaciones occidentales de los Andes Ecuador entre los 1700 a 2800 m de elevación. Una especie (*P. supernatis*) se distribuye en las estribaciones orientales de los Andes de Ecuador.

**Comentarios:** El grupo de especies de *Pristimantis thymalopsoides* (Alfa *Cristamantis*), es el clado hermano del grupo de especies de *P. devillei*; ambos grupos, forman parte del subclado *Cristamantis*.